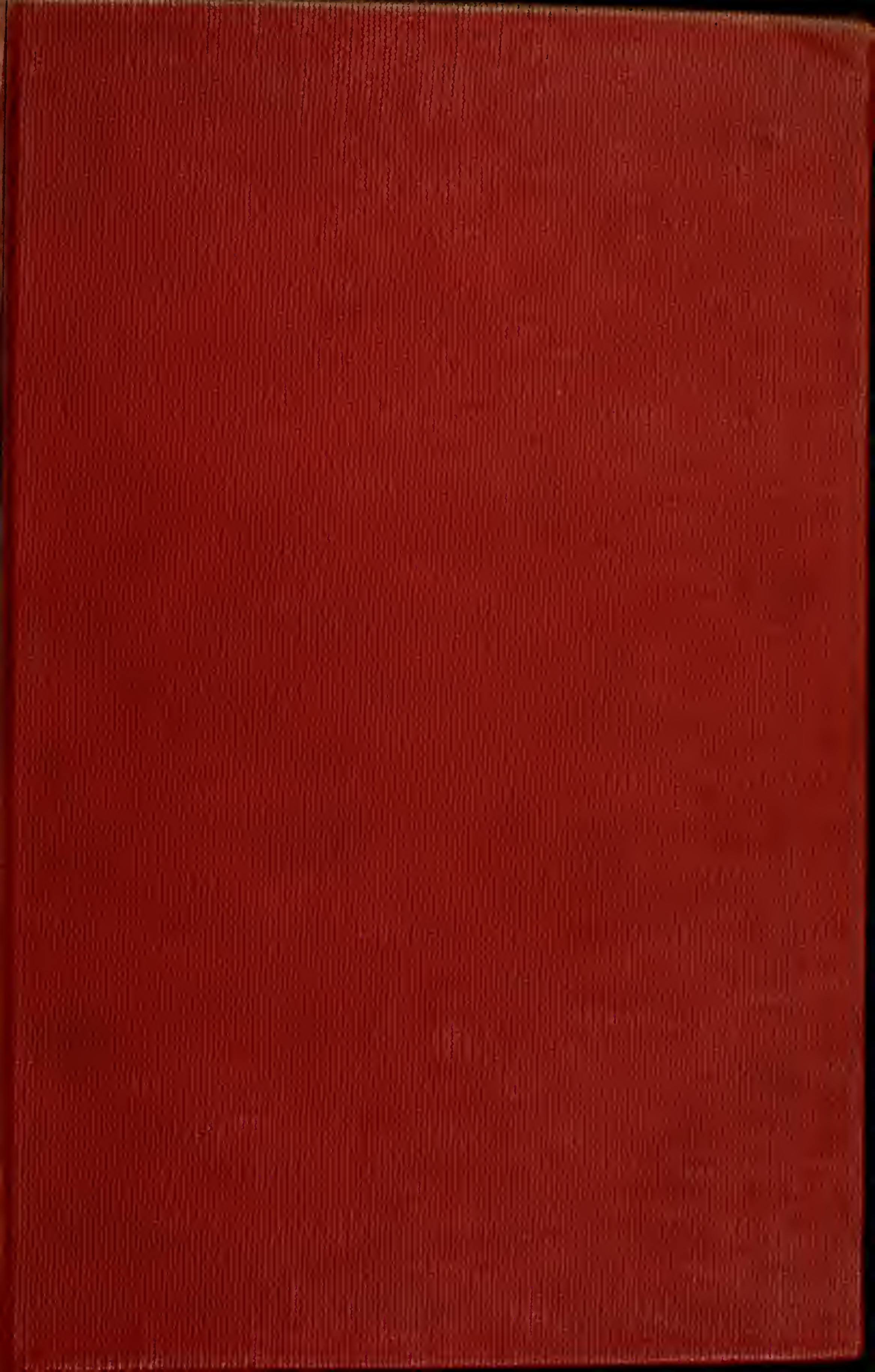
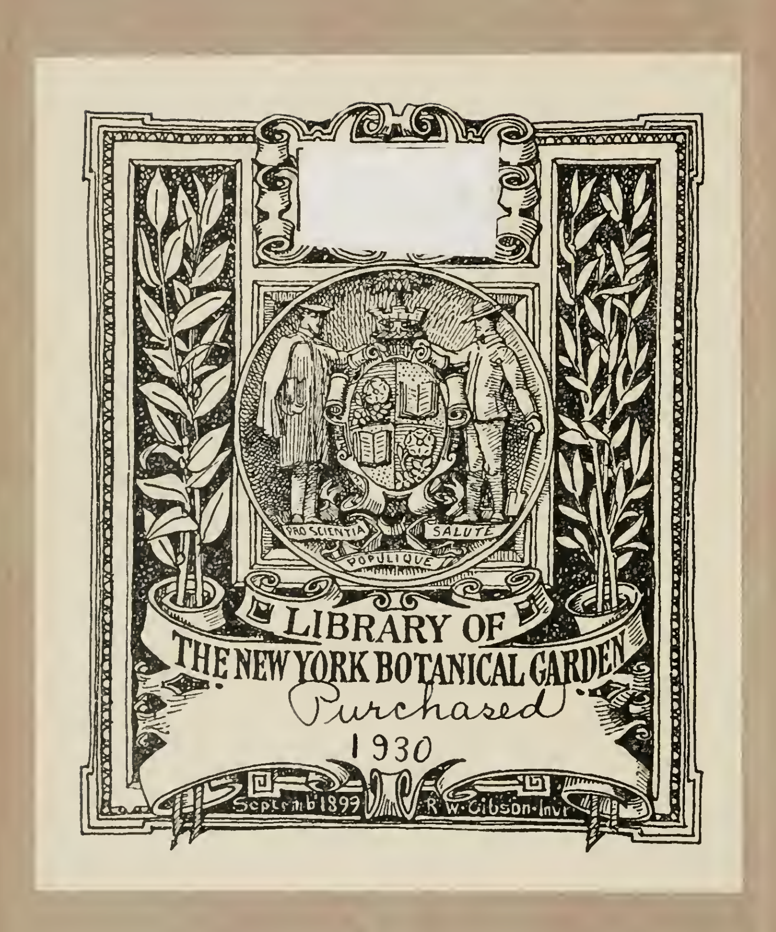




LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

Directeur : M. P.-A. DANGEARD

Professeur de Botanique
a la Faculté des Sciences de l'Université de Poitiers

NEUVIÈME SÉRIE

1903

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

A LA DIRECTION, 1, RUE JULES-FERRY

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES

INTRODUCTION

La publication de cette neuvième série ayant subi un certain retard, les lecteurs du *Botaniste* ont dû penser que notre activité scientifique s'était ralentie ou que la maladie était venue interrompre nos recherches.

Il n'en est heureusement rien : nous continuons à consacrer le temps dont nous disposons en dehors de notre enseignement aux études qui nous sont chères, et les notes s'accumulent sur notre table de travail.

Nous avions entrepris un mémoire d'ensemble sur le mode de division du noyau chez les Protozoaires et les Protophytes. Les communications préliminaires qui sont intercalées dans ce fascicule permettent déjà d'entrevoir l'intérêt très grand qui s'attache à ce sujet au point de vue de l'évolution, de la biologie générale et des théories de la karyokinèse et du développement. La partie inédite a aussi son importance : pour n'en citer qu'un exemple, nous dirons que la mitose des Cryptomonadinées, suivie dans tous ses détails pendant les vacances de 1901, offre un type nettement caractérisé et différent de la téléomitose ordinaire. Ces observations devaient constituer notre neuvième série : il ne restait qu'à établir la rédaction définitive et à compléter la bibliographie, lorsqu'une nouvelle parue dans les Comptes Rendus modifia brusquement nos projets.

L'Académie des sciences proposait au concours de 1903

pour le grand prix des sciences physiques et naturelles le sujet suivant : La sexualité chez les Champignons supérieurs.

Nous n'avons pas eu la douce illusion de croire que, pour obtenir le prix, il suffirait seulement de présenter les nombreux mémoires que nous avons publiés sur ce sujet depuis une dizaine d'années. Nous n'ignorons pas que si beaucoup acceptent nos découvertes et les enseignent, quelques-uns restent dans l'expectative, alors que d'autres, sans méconnaître les résultats acquis à la science, préfèrent adopter les idées du professeur Harper.

Si Harper avait vu nettement et d'une façon certaine ce qu'il décrit, nous serions le premier à reconnaître la valeur de ses objections. Ce savant prétend avoir constaté une première fusion de noyaux au début du périthèce chez le *Sphœrotheca Castagnei* (1) ; nous avons donné la preuve que cette fusion ne se produit pas (2).

Harper, loin de reconnaître son erreur, va de l'avant et cherche de nouveaux arguments contre notre théorie. Dans un mémoire sur le *Pyronema confluens*, il annonce avoir découvert des fusions nucléaires entre les noyaux de l'anthéridie et ceux de l'oogone (3). Barker, entraîné par son bon exemple, *suppose* que des conjugaisons analogues se produisent dans le genre *Monascus* (4).

D'après cela, la véritable fécondation, chez les Ascomycètes, aurait lieu à la naissance du périthèce et non à la formation de l'asque ; les phénomènes de karyogamie que nous avons signalés dans l'asque et la baside, cons-

(1) Harper : *Die Entw. bei « Sphœrotheca » Castagnei* (Ber. d. deut. bot. Gesell., Bd. XIII).

(2) P. A. Dangeard : *Second Mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, série V).

(3) Harper : *Sexual Reproduction in Pyronema confluens* (Ann. of Bot., t. V, p. 14).

(4) Barker : *The Morph. and Devel. in Monascus* (Ann. Bot., vol. XVII).

titueraient un *fait absolument nouveau dans le règne cellulaire : il serait particulier aux champignons supérieurs.*

Cette constatation ne serait pas pour nous déplaire si elle correspondait à des observations exactes ; l'intérêt scientifique est aussi grand dans un cas que dans l'autre ; la découverte existe, indiscutable ; seule l'interprétation est en discussion.

En ce qui concerne Harper, la situation est tout à fait différente : il s'agit de savoir si ce savant a réellement découvert la fécondation chez quelques Ascomycètes ou s'il n'a fait que retarder l'adoption de notre théorie de la sexualité des Champignons supérieurs en décrivant des fusions nucléaires qui n'existent pas. Wager, dont la compétence en cette partie est bien connue, nous écrivait que seules les dernières observations d'Harper l'empêchaient de se rallier complètement à notre manière de voir ; il exprimait ainsi l'opinion d'un grand nombre de naturalistes qui pour la même raison restent dans une indécision souvent bienveillante d'ailleurs. La responsabilité d'Harper paraît d'autant plus grande qu'ancien élève de Strasburger et histologiste distingué, il savait que son intervention aurait une grande influence ; notre première réfutation à propos du *Sphœrotheca Castagnei* commandait cependant la prudence.

Quoi qu'il en soit, la controverse est arrivée à sa période critique : tous les arguments qu'on nous a opposés jusqu'ici sont abandonnés, sauf le dernier : *existence de deux fusions nucléaires successives chez les Ascomycètes.* La seconde fusion que nous avons découverte et qui se rencontre dans toutes les espèces n'est contestée par personne ; mais nous nions d'une façon formelle l'existence de la première : *les résultats annoncés par Harper sont en contradiction absolue avec nos propres observations.*

L'Académie des sciences, en mettant au concours cette question de la sexualité des champignons supérieurs,

semblait convier à une lutte courtoise, sur le terrain de la discussion et des faits, les représentants de l'une et l'autre opinion : c'était le meilleur moyen de provoquer une solution rapide et définitive de l'un des problèmes les plus captivants de la sexualité et aussi l'un des plus ardus.

Nous avons été fidèle au rendez-vous : dès le premier instant notre parti fut pris. Abandonnant non sans regret nos recherches sur les Protozoaires et les Protophytes, nous reprîmes l'étude des Ascomycètes ; on nous opposait les deux mémoires publiés par Harper : nous allions les contrôler en nous servant des mêmes espèces et en employant les mêmes méthodes.

Ordinairement, rien n'est plus facile qu'un travail de vérification : on connaît d'avance le but à atteindre ; on sait de quelle façon y arriver. Lorsqu'on s'aventure en pays inconnu, une erreur est vite commise ; si la route est jalonnée, l'erreur est moins excusable ; si vous êtes averti, votre responsabilité est engagée.

Le premier résultat de notre essai de contrôle fut de montrer qu'aucune fusion nucléaire n'existe au début du périthèce dans les genres *Pyronema* et *Monascus* : la perplexité où nous étions disparut comme par enchantement ; aucun doute ne pouvait subsister dans notre esprit : les noyaux de l'anthéridie restent toujours séparés de ceux de l'oogone par une cloison.

Décidément, nous avions bien fait de renoncer provisoirement à nos organismes inférieurs : non seulement il nous était facile de réfuter le dernier argument de nos adversaires, mais nous arrivions du même coup à une découverte intéressante : *les noyaux de l'anthéridie et ceux du trichogyne entrent en dégénérescence sur place et disparaissent.* Ce phénomène recevait son explication naturelle dans une comparaison avec ce qui a lieu chez les Péronosporées.

Telles sont les conclusions que nous avons présentées à l'Académie des sciences.

Notre conviction est telle que nous n'avons pas hésité à écrire au professeur Harper pour le prier de bien vouloir examiner à nouveau ses préparations et reconnaître la justesse de nos affirmations : la réponse ne nous est pas encore parvenue.

D'ailleurs, nous avons voulu, à notre tour, prendre l'offensive : nous avons suivi en détail le développement du périthèce chez une grand nombre d'Ascomycètes : *Ctenomyces*, *Aspergillus*, *Sordaria*, *Rhyparobius*, *Sporormia*, *Erysiphe*, etc. ; partout nous avons trouvé une confirmation de nos idées.

A diverses reprises, nous avons considéré l'asque et la baside comme un oogone renfermant les deux gamètes ; mais cette interprétation ne rendait pas compte de la présence des organes décrits par de Bary au début du périthèce.

Notre travail aura eu ce résultat de fournir l'explication de cette anomalie : du même coup, la reproduction sexuelle des champignons supérieurs rentrait dans le cadre ordinaire de la sexualité.

Partout, en effet, l'acte sexuel consiste dans l'union de deux *gamètes* ; partout ces deux gamètes ont la valeur de *spores affaiblies*.

Or, chez les Champignons supérieurs, les sporanges ont été remplacés par des conidiophores ; les spores sont devenues des *conidies*.

Il était à prévoir que les gamétanges avaient subi une différenciation analogue à celle des sporanges ; les gamètes devaient faire partie d'un système semblable à celui des conidiophores, et l'acte sexuel paraissait *à priori* devoir s'opérer entre *gamètes* semblables aux *conidies*.

La chose a lieu, en effet, avec cette modification spéciale : *les gamètes qui s'unissent sont groupés par deux*,

sans intermédiaire de membrane, et l'un des gamétophores, devenu par suite inutile, s'est atrophié d'abord, a disparu ensuite complètement. Cette disparition est d'ailleurs sans importance : chacun sait que, chez les Chlamydomonadinées par exemple, les gamètes qui s'unissent ne proviennent pas nécessairement de gamétanges différents.

Nos lecteurs et fidèles abonnés savent maintenant pourquoi cette série du *Botaniste* renfermera un Mémoire sur les Ascomycètes, au lieu du travail projeté sur les organismes inférieurs ; tous, sans doute, approuveront notre conduite en la circonstance.

HISTOLOGIE. — *La téléomitose chez* l'Amœba Gleichenii *Dujard.*

« Il résulte de certaines observations, pour la plupart incomplètes il est vrai, que la division nucléaire dans le genre *Amœba* présente des différences marquées chez plusieurs espèces ; cette constatation a une grande importance si l'on considère que les Amibes occupent l'un des derniers échelons de la série animale.

« Nous avons été conduit à entreprendre une étude d'ensemble de ce genre, et nous indiquerons les résultats obtenus avec l'*Amœba Gleichenii.*

« On sait que la détermination des Amibes a été presque impossible jusqu'ici ; les études histologiques auront ce premier avantage de permettre l'établissement de sections dans le genre en s'appuyant sur le mode de division nucléaire : ainsi, parmi les espèces qui possèdent la téléomitose, on pourra distinguer un premier groupe caractérisé par la disparition du nucléole à la prophase ; dans un second groupe, le nucléole se sépare en deux et chaque moitié persiste aux pôles du fuseau jusqu'à l'anaphase.

« L'*Amœba Gleichenii* pourra être choisie comme type du premier groupe ; elle se développe dans diverses infusions ; ses dimensions ordinaires sont de 30 μ à 40 μ ; le sarcode est hyalin et la distinction en ectoplasme et endoplasme très visible sur le vivant : l'endoplasme renferme des granulations nombreuses : il n'existe qu'une vacuole contractile. Cette espèce se présente avec plu-

sieurs aspects; sous la forme arrondie, la surface est couverte de nombreux pseudopodes courts, épais et obtus à leur extrémité : souvent aussi le corps s'aplatit, et il n'existe alors qu'un ou deux larges pseudopodes.

« Le développement comprend une bipartition ordinaire et un enkystement ; contrairement à ce que nous avons observé chez d'autres espèces, il se produit une division de noyau dans le kyste, si bien que tous les kystes sans exception possèdent finalement deux noyaux.

« Nous avons suivi la division nucléaire pendant la bipartition du corps et lors de l'enkystement ; les choses se passent exactement de la même façon dans les deux cas.

« Le noyau au stade de repos est muni d'une membrane nucléaire et d'un gros nucléole central ; l'intervalle compris entre les deux est rempli par du nucléoplasme sensiblement homogène.

« Le nucléole, à la prophase, se vacuolise, devient spongieux ; le noyau augmente beaucoup en diamètre ; dans le nucléoplasme se différencie un cordon nucléaire enroulé ou spirème. Après disparition complète du nucléole, il y a segmentation du spirème en petits rubans entremêlés dans une substance homogène, achromatique, qui va former le fuseau ; la membrane nucléaire cesse d'être visible à ce moment, il n'existe pas de centrosomes.

« Les chromosomes, à ce stade de la plaque équatoriale, se groupent sur le plan médian du fuseau en devenant globuleux ; nous en avons compté environ vingt-cinq sur la plaque vue de face.

« La métaphase représente des modifications en sens inverse de celles qui viennent de se produire ; les chromosomes se séparent en deux groupes qui s'éloignent l'un de l'autre ; le tonnelet s'allonge beaucoup ; dans le kyste, ses deux extrémités viennent toucher à la paroi

cellulaire. Les chromosomes se disposent finalement en une masse arrondie qui s'entoure d'une membrane ; de granuleux, ils deviennent fibrillaires ; le spirème se reforme et le nucléole ne tarde pas à se montrer au centre de chaque nouveau noyau ; ceux-ci ont repris la structure du stade de repos.

« En résumé, la division du noyau chez l'*Amœba Gleichenii* est une téléomitose ne présentant aucune différence sensible avec celle que nous observons dans la cellule des organismes supérieurs ; cette espèce nous conduit aux Téléomonadiens ; elle est le prototype de la série des Métaphytes et des Métazoaires.

« Les résultats que nous avons obtenus avec d'autres espèces d'Amibes et de Flagellés nous permettent d'affirmer qu'il existe d'autres prototypes se rattachant directement aux Haplomonadiens et Haplozoïdes (1). »

Comptes rendus Acad. Sc., n° 24, t. CXXXV.

ZOOLOGIE. — *L'organisation du* Trepomonas agilis *Dujardin.*

« Dans le cours de nos observations sur les Protozaires et les Protophytes, nous avons eu l'occasion d'élucider la structure du *Trepomonas agilis* déjà étudié par un grand nombre d'auteurs, parmi lesquels il faut citer Stein, Butschli et Klebs.

« Le *Trepomonas agilis*, contrairement à la description qui en a été donnée, ne répond pas au schéma ordinaire des Flagellés ; il est constitué par une cellule double ; c'est le premier exemple dûment établi d'une telle organisation dans ce groupe ; mais il est à prévoir que cette

(1) Cf. P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (Le Botaniste, 8e série, juin 1902).

particularité se retrouvera chez les genres voisins de la famille des *Distomatineæ*.

« L'espèce se développe dans les infusions ; le corps est aplati ; son contour est ovale ou elliptique ; il existe deux groupes de flagellums opposés l'un à l'autre dans la partie équatoriale ; sous chacun d'eux, se trouve une ouverture pour l'entrée des aliments.

« Nous laisserons de côté les détails de nature purement morphologique pour insister sur la disposition de l'appareil nucléaire.

« Sur les exemplaires fixés et colorés, on remarque à l'avant du corps une formation chromatique recourbée en croissant : les deux extrémités amincies de l'arc se prolongent jusqu'au point d'insertion des flagellums. Cette apparence nous avait fortement intrigué au début, et nous avons cherché pendant longtemps un noyau en dehors de cet appareil chromatophile. L'arc se compose de deux parties réunies au contact à l'avant du corps par leur extrémité renflée : chacune a la valeur d'un noyau et comprend une membrane nucléaire très nette et un nucléoplasme peu chromatique.

« L'étude de la division nucléaire pouvait seule justifier cette interprétation.

« Le *Trepomonas*, au moment où il se prépare à une bipartition, augmente d'épaisseur ; chaque noyau forme son fuseau suivant cette direction ; les deux tonnelets à la métaphase sont parallèles et très distincts l'un de l'autre, quoique se touchant presque. L'échancrure, qui sépare suivant un plan médian vertical les nouveaux individus, conserve donc à chaque organisme deux éléments nucléaires d'origine différente ; ceux-ci en passant à l'état de repos reprennent leur disposition en croissant.

« En résumé, la cellule du *Trepomonas* renferme deux énergides : elle représente un organisme double comparable aux deux frères siamois, avec cette différence

toutefois qu'il s'agit ici d'une organisation normale se transmettant à travers toutes les générations.

« Nous proposons de désigner sous le nom de Diplomonadiens les Flagellés possédant cette structure, et sous le nom plus général de Diplozoïdes, les animaux ainsi constitués.

« Chez le *Trepomonas*, l'origine de cette anomalie provient soit d'un dédoublement primitif, soit de la fusion incomplète de deux individus ; en tout cas, elle s'est transmise à la descendance ; nous retrouvons dans l'*Amœba binucleata* un phénomène analogue ; d'autres Diplozoïdes pourraient devoir leur organisation à un dédoublement s'effectuant à chaque génération.

« L'existence des Diplozoïdes soulève une foule de questions intéressantes ; nous nous proposons d'en développer quelques-unes dans un prochain Mémoire.

Comptes rendus Acad. Sc., nº 26, t. CXXXV.

BIOLOGIE. — *Observations sur la théorie du cloisonnement.*

« Nous avons été conduit progressivement à l'idée que toute théorie générale relative à la reproduction, à la nutrition, à la sexualité, à toutes les grandes fonctions de l'être, en un mot, doit avoir sa base et son point de départ chez les organismes inférieurs. Nous avons déjà formulé dans ces conditions une nouvelle théorie de la sexualité (1) ; nous voudrions montrer aujourd'hui qu'on aurait avantage à suivre la même voie dans l'étude du cloisonnement.

(1) Le Botaniste, 6e série, p. 263.

« On considère avec raison les lois d'Hertwig et de Pflueger comme fondamentales ; nous les rappelons brièvement.

« Selon Hertwig, les deux pôles du fuseau nucléaire viennent se placer dans la direction de la plus grande masse de protoplasma, à peu près de la même manière que la position des pôles d'un aimant est influencée par les particules de fer qui l'environnent. D'après Pflueger, le fuseau nucléaire s'oriente dans le sens de la moindre résistance.

« L'étude des Flagellés prouve : 1° que ces lois n'ont qu'un caractère secondaire ; 2° qu'elles sont le résultat de modifications introduites dans l'organisme cellulaire au cours de l'évolution.

« Chez les Flagellés, en effet, la division est longitudinale ; cependant, très souvent le corps est cylindrique ; le fuseau nucléaire s'établit dans le sens de la plus petite largeur de la cellule et aussi dans le sens de la plus grande résistance, ce qui est contraire à la fois aux lois d'Hertwig et de Pflueger.

« C'est que chez les Flagellés, ancêtres des Métaphytes et des Métazoaires, nous nous trouvons en présence d'un cloisonnement primitif qui a pour but de séparer une cellule en deux moitiés symétriques et équivalentes ; ce résultat n'est atteint qu'autant que les divers groupements permanents de la cellule se divisent et portent leurs moitiés à droite et à gauche de l'axe ; de ces groupements et de leur mode de division, nous ne connaissons bien que celui qui est représenté par l'élément nucléaire ; c'est, d'après la façon dont il se comporte, qu'on peut essayer d'établir les lois primitives du cloisonnement.

« La cellule du Flagellé est nettement polarisée, elle possède une extrémité antérieure et une extrémité postérieure ; l'axe cellulaire est l'axe qui passe par le mi-

lieu de ces deux extrémités ; si la cellule présente, en outre, une face ventrale et une face dorsale, il existe un plan cellulaire, passant par l'axe et parallèle aux deux faces.

« Avec cette organisation, les lois primitives du cloisonnement peuvent être ainsi formulées :

« 1° L'axe nucléaire se place perpendiculairement à l'axe cellulaire ou au plan cellulaire, s'il en existe un ;

« 2° Le plan de division passe par l'axe ou le plan cellulaires ; ceux-ci sont déterminés par la morphologie générale de la cellule et la position de ses éléments permanents.

« Nous allons examiner maintenant comment et pourquoi ces lois se sont trouvées modifiées au cours de l'évolution ; à cet égard, les exemples fournis par les genres *Euglenopsis* et *Trachelomonas* sont des plus probants.

« Chez l'*Euglenopsis vorax*, le corps offre une certaine résistance à l'extension en largeur ; aussi le fuseau nucléaire est-il tantôt perpendiculaire à l'axe, tantôt plus ou moins oblique ; parfois même il se montre complètement parallèle à l'axe (1) ; malgré cette dernière disposition, la bipartition du corps reste longitudinale, grâce à une courbure du fuseau à la fin de la division. Il s'agit ici d'une exception remarquable à une loi du cloisonnement considérée comme générale, à savoir que la cloison est perpendiculaire à l'axe nucléaire.

« Nous entrevoyons chez l'*Euglenopsis vorax* la cause des différences d'orientation du fuseau : une explication complète va nous être fournie par le genre *Trachelomonas*, qui possède une coque épaisse faisant obstacle à tout élargissement du corps.

(1) La division nucléaire que nous avons étudiée récemment dans cette espèce est une haplomitose.

« Le *Trachelomonas volvocina* a une forme sphérique : le fuseau nucléaire s'oriente transversalement comme chez les autres Flagellés et la bipartition est longitudinale. Dans le *Trachelomonas lagenella*, au contraire, le corps est allongé, cylindrique ; le fuseau nucléaire, d'abord transversal, ne peut subir son extension complète ; il effectue une rotation de 180° qui le rend parallèle à l'axe ; la bipartition du corps est transversale (1).

« En résumé, nous sommes autorisé à conclure que les lois primitives du cloisonnement, que nous venons de faire connaître, se sont trouvées modifiées par l'apparition d'une membrane ou d'une enveloppe inextensible : les lois d'Hertwig et de Pflueger ne sont que l'expression de cette modification intervenue dans la structure cellulaire au cours du développement. »

Comptes rendus, Acad. Sc., n° 3, t. CXXXVI.

Biologie. — *Observations sur le* Monas vulgaris.

« De nombreuses controverses se sont élevées depuis plusieurs années au sujet du rôle du centrosome dans la division nucléaire et de son influence sur l'appareil locomoteur.

« Les relations des flagellums avec le noyau sont incontestables chez un certain nombre d'espèces ; ainsi, nous avons établi que, dans le *Polytoma uvella*, il existait un blépharoplaste, un rhizoplaste et un condyle (2) : ces di-

(1) Consulter P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (Le Botaniste, 8e série, p. 224).

(2) P.- A. Dangeard : *Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions* (Le Botaniste, 8e série, p. 36).

verses parties viennent d'être retrouvées par Nicolaus Maier dans un *Chlamydomonas* (1). Mais, si l'existence de ces différenciations est hors de doute actuellement, la nature du blépharoplaste reste très discutée, beaucoup d'auteurs voulant assimiler cet élément à un centrosome.

« Nous avons essayé d'élucider cette question, et nos recherches se sont portées sur une espèce du genre *Monas*, le *M. vulgaris*, que l'on peut obtenir facilement en grande quantité dans une infusion de foin.

« L'organisation de ce *Monas* est très simple ; c'est une sphère de protoplasma ayant 8 μ à 10 μ de diamètre ; à l'avant se trouvent deux flagellums d'inégale longueur : ils sont insérés sur un petit nodule colorable inclus dans la couche corticale ou ectoplasme : le noyau se trouve à une très faible distance au-dessous du blépharoplaste ; il est relié à celui-ci par un cordon chromatique plus ou moins épais qui représente le rhizoplaste.

« Le noyau possède un nucléole central, une membrane nucléaire à double contour et du nucléoplasme homogène dans l'intervalle ; il se divise suivant le mode indirect ; c'est une téléomitose semblable à celles que nous avons décrites chez les Chlamydomonadinées (2).

« Dans ces conditions, il est facile de se rendre compte de la nature du blépharoplaste ; s'il représentait un véritable centrosome, il devrait se diviser, abandonner l'ectoplasme et se porter aux deux pôles du fuseau ; or on n'observe rien de semblable.

« Au moment de la division, le fuseau s'oriente perpendiculairement à l'axe cellulaire, et les chromosomes, au nombre de huit, se disposent en plaque équatoriale.

« On observe déjà à ce stade deux groupes de flagel-

(1) H. Nicolaus Maier : *Ueber den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien* (Archiv. f. Protisten Kunde, Bd. II, 1903).

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série).

lums : l'un, l'ancien, n'a pas modifié sa structure ; son blépharoplaste continue à faire partie de l'enveloppe et le rhizoplaste se relie à la substance achromatique du fuseau au voisinage immédiat de la plaque équatoriale ; le second groupe de flagelums est également en relation par un mince filet avec la substance achromatique ; mais son blérophaste n'est pas encore différencié : il se montre un peu plus tard.

« La plaque nucléaire se sépare en deux moitiés qui s'éloignent l'une de l'autre en restant parallèles ; il se forme de la sorte un tonnelet qui s'allonge de plus en plus ; les deux groupes de flagellums suivent ce mouvement, restant ainsi superposés à chaque masse chromatique ; les chromosomes se reforment bientôt en une sphérule nucléaire à l'aide de la substance achromatique du tonnelet ; les deux nouveaux noyaux ont conservé avec l'appareil locomoteur les mêmes relations que l'ancien.

« Par suite de la forte croissance qui se produit à la partie antérieure du corps, les deux noyaux s'éloignent de plus en plus l'un de l'autre ; ils finissent par se trouver situés exactement aux deux extrémités d'un même diamètre : c'est à ce moment que la séparation se fait ; elle a lieu dans un plan perpendiculaire à l'axe cellulaire ; la bipartition pourrait être facilement prise pour une division transversale dans laquelle l'extrémité postérieure de la cellule-mère deviendrait la partie antérieure de l'une des cellules-filles ; l'erreur a dû se produire ; on peut s'en rendre compte en consultant la bibliographie spéciale des Flagellés ; il est extrêmement probable, par exemple, que la prétendue division transversale de l'*Ancyromonas sigmoides* Kent est, en réalité, une bipartition longitudinale.

« Nous pouvons, de nos recherches sur le *Monas vulgaris*, tirer les conclusions suivantes :

« 1° La bipartition du corps est longitudinale ; elle est accompagnée d'une croissance rapide, dans la partie an-

térieure du corps, qui a pour résultat d'amener en opposition les deux extrémités des cellules-filles ;

« 2° Le noyau se divise suivant le mode indirect ; c'est une téléomitose semblable à celle des Chlamydomonadinées ; nous l'avons retrouvée avec les mêmes caractères chez l'*Antophysa vegetans* ;

« 3° Le blépharoplaste et le rhizoplaste sont très apparents dans le *Monas vulgaris* ; on ne saurait assimiler le premier de ces organes à un centrosome, puisqu'il reste inclus dans l'ectoplasme pendant la téléomitose. »

Comptes rendus, Acad. Sc., n° 5, t. CXXXVI.

BOTANIQUE. — *Un nouveau genre de Chytridiacées : le* Rhabdium acutum.

« Nous avons rencontré au mois de septembre dernier, dans une source d'eau ferrugineuse, des filaments de *Spyrogyra* et d'*Œdogonium* dont la surface était recouverte par une quantité de petits tubes incolores de nature inconnue ; on aurait pu facilement les confondre avec une Bactériacée filamenteuse quelconque en voie de développement.

« L'étude histologique de ces singulières productions et de cultures nombreuses nous a montré qu'il s'agit d'une Chytridiacée nouvelle d'organisation très simple ; nous lui avons donné le nom de *Rhabdium acutum*, à cause de sa forme en baguette très caractéristique.

« Le thalle du parasite consiste en un filament qui est fixé sur la paroi de l'algue par sa base ; celle-ci perfore la membrane et se met en contact avec le protoplasma par une sorte de disque qui remplit l'office de suçoir ; dans son passage à travers la membrane, le tube diminue de

diamètre, comme il arrive fréquemment pour beaucoup d'autres champignons parasites ; d'ordinaire, le disque suçoir prolonge directement le thalle ; parfois, cependant, il est placé latéralement à une petite distance de la base. Le diamètre du tube oscille entre 2 μ et 4 μ ; sa longueur atteint de 20 μ à 50 μ environ.

« Le thalle tout entier se transforme en un sporange ; le nombre des zoospores est en général de seize : elles sortent lentement à l'extrémité antérieure du tube, l'une entraînant l'autre ; le corps de la zoospore remplit complètement le diamètre du sporange. Devenue libre, la zoospore est réniforme ; elle possède un flagellum qui est traîné à l'arrière pendant le mouvement. Au bout d'un certain temps d'activité, la zoospore se fixe sur la paroi de l'algue, et presque aussitôt un prolongement perfore la membrane ; la partie restée à l'extérieur s'allonge en un tube qui deviendra le sporange, celle qui a pénétré dans la cellule constitue le suçoir.

« L'étude histologique du parasite nous a fourni les résultats suivants : le thalle jeune ne renferme qu'un noyau très petit placé à la base ; un peu plus tard, ce noyau se porte dans la partie moyenne du tube, et son diamètre augmente : on peut alors reconnaître facilement une membrane nucléaire, un nucléoplasme granuleux et un nucléole. Lors de la sporulation, le noyau se divise ; on rencontre des sporanges renfermant 2, 4, 8 ou 16 noyaux ; leur diamètre est égal à celui du filament ; à chaque division, ils repassent à l'état de repos.

« On observe, au moment de la formation des zoospores, un cloisonnement qui débute dans la partie centrale et s'étend ensuite vers le sommet et vers la base ; le nombre des compartiments ainsi délimités est de 16 ; il correspond par conséquent à la quantité des noyaux renfermés dans le sporange ; un peu plus tard, ces cloisons s'effacent ; le cytoplasme, qui était homogène, montre des

granulations brillantes et de petites vacuoles, puis il se fragmente en zoospores.

« Tel est le développement de ce parasite : dans nos cultures, qui ont duré environ deux mois, il ne s'est rien produit qui puisse faire soupçonner l'existence d'organes sexuels.

« Le *Rhabdiumacutum* possède des affinités multiples ; sa place est à la base de la famille des Chytridiacées avec les genres *Sphaerita*, *Olpidium*, dont il possède la simplicité d'organisation ; mais l'étude de son développement suggère la possibilité d'autres relations de parenté.

« En effet, nous venons de voir que la formation des zoospores est précédée d'une sorte de cloisonnement qui disparaît ensuite ; ces phénomènes rappellent ceux qui se produisent dans le sporange des *Saprolegnia*. De plus, la succession des sporanges dans un même thalle paraît très rare chez les Chytridiacées ; or elle a lieu normalement dans notre champignon ; les sporanges successifs s'y emboîtent les uns dans les autres comme chez les *Saprolegnia*.

« Il semble, d'après cela, que l'on puisse considérer le genre *Rhabdium* comme effectuant la transition entre les Saprolegniacées et les Chytridiacées ; en effet, s'il existait chez ce parasite un appareil végétatif distinct de l'appareil de végétation, nous n'hésiterions pas à le placer tout près des *Aphanomyces*, des *Pythium*, des *Saprolegnia*, dont il possède la forme filamenteuse. »

Comptes rendus, Acad. Sc., n° 7, t. CXXXVI.

BOTANIQUE. — *Sur le nouveau genre Protascus.*

« En étudiant les nombreux parasites qui s'attaquent aux Anguillules, nous avons rencontré une espèce qui a

passé inaperçue jusqu'ici, sans doute à cause de sa ressemblance avec le *Myzocytium vermicolum*.

« Le thalle adulte a la forme d'une bouteille placée dans l'axe de l'hôte ; le col très allongé se recourbe pour venir perforer la paroi de l'Anguillule ; assez rarement, le thalle est composé de plusieurs articles semblables.

« Au début de sa croissance, le parasite est constitué par un cordon de protoplasme ne renfermant qu'un seul noyau ; le nombre des éléments nucléaires augmente rapidement par téléomitose, et le sporange contient finalement 8, souvent 16, parfois 32 noyaux.

« L'intérêt qu'offre cette espèce réside dans le mode de sporulation : le sporange, au lieu de donner naissance à des zoospores, comme on serait en droit de s'y attendre, fournit, en même nombre que les noyaux, de très longues spores immobiles ; elles ont la forme de petites massues, et leur orientation dans le sporange est constante ; l'extrémité renflée est toujours placée du côté du col.

« La sortie de ces spores a lieu par projection brusque : elles sont lancées avec force dans le milieu extérieur par paquets à intervalles de quelques secondes, ou même en une seule fois, si bien qu'il faut se résoudre, pour observer le phénomène, à ne pas quitter un seul instant de vue les sporanges.

« Ces spores arrivées au contact d'autres Anguillules se fixent à la paroi par leur extrémité amincie : une vacuole se montre à l'autre extrémité renflée ; on peut alors assister au passage lent de la substance du parasite à l'intérieur du corps de l'hôte ; elle y forme ce cordon uninucléé qui est le début du thalle, ainsi que nous l'avons vu. La même Anguillule renferme souvent une vingtaine de ces parasites.

« Par sa forme et sa structure, ce champignon est voisin des *Lagenidium* et des *Myzocytium* ; mais l'existence des spores immobiles et le mode particulier de projection

indiquent des affinités précises du côté des Ascomycètes inférieurs ; l'opinion de Brefeld sur la parenté de l'asque et du sporange se trouve à nouveau confirmée, et c'est pourquoi nous proposons de désigner ce genre sous le nom de *Protascus*: l'espèce sera le *Protascus subuliformis*, à cause de l'aspect des spores.

« Il existe, en outre des *Protascus*, un certain nombre de genres qui établissent la transition entre les Phycomycètes et les Ascomycètes : ce sont principalement les *Protomyces* et les *Taphridium* ; l'asque dans ces genres dérive directement du sporange asexuel.

« Mais il ne faut pas oublier que la grande majorité des Ascomycètes, au lieu de former simplement des asques comme les précédents, aux dépens du sporange asexuel, ont hérité du sporange provenant de la germination de l'œuf. On n'en saurait guère douter lorsqu'on compare avec soin la reproduction sexuelle du *Polyphagus* (1) et surtout celle du *Dipodascus* (2) avec la formation de l'asque telle que nous l'avons décrite autrefois. »

Comptes rendus, Acad. Sc., n° 10, t. CXXXVI.

ZOOLOGIE. — *Contribution à l'étude des Diplozoaires.*

« Nous avons signalé, il y a quelque temps, l'existence d'un Flagellé double possédant deux énergides d'origine différente ; nous proposons de désigner sous le nom de Diplozoaires les animaux qui présenteraient cette parti-

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur la structure du Polyphagus Euglenae* (Le Botaniste, 7e série, p. 213).

(2) Juel : « *Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei Dipodascus* » (Flora, Bd. XCI, 1902).

cularité (1) ; ce groupement, il est à peine besoin de le dire, est d'ordre biologique et non phylétique. Aux deux exemples déjà connus, nous pouvons aujourd'hui en ajouter un troisième, celui de l'*Arcella vulgaris*, qui, comme son nom l'indique, est une espèce des plus communes.

« Les traités généraux qui s'occupent de l'étude de cette espèce mentionnent la présence d'un nombre variable de noyaux dans le protoplasme ; ainsi, Butschli (2) parle d'une grande quantité d'éléments nucléaires et Y. Delage (3) admet que ce nombre oscille entre quatre et trente-deux. En présence des résultats différents que nous avons obtenus, il n'est pas inutile de noter que nos cultures ont duré trois mois environ ; plusieurs milliers d'individus ont été examinés en préparations durables : nos conclusions semblent donc pouvoir être considérées comme ayant un caractère général.

« L'*Arcella vulgaris* a la forme d'un verre de montre ou, plus exactement, d'un béret dont les bords repliés en dedans limitent une ouverture circulaire par laquelle sort un gros pseudopode ramifié ; dans la cavité générale, remplie de cytoplasme, se trouvent deux très gros noyaux ; ils sont ordinairement situés, dans la gouttière circulaire, aux deux extrémités d'un même diamètre ; dans certaines cultures, tous les individus, sans exception, possèdent cette organisation ; dans d'autres cultures, on rencontre parfois des cellules ayant trois, quatre, ou même six noyaux ; mais il est bon de remarquer que la proportion de ces cas anormaux était inférieure à 1 pour 100 ; ces modifications sont, à n'en pas douter, du même genre que celles qui sont fréquentes dans les cellules des tissus âgés ;

(1) P.-A. Dangeard : *L'organisation du « Trepomonas agilis »* (Comptes rendus, t. CXXXV, nº 26, p. 1366).

(2) Butschli : *Protozoa*, 183.

(3) Y. Delage : *La cellule et les Protozoaires*, p. 103.

mais elles ne peuvent entrer en ligne de compte dans la considération d'une structure normale.

« Il est donc bien établi que l'*Arcella vulgaris* est un Rhizopode à deux énergides comme le *Trepomonas agilis* : il est impossible d'ailleurs d'en douter lorsqu'on suit le mode de division.

« L'*Arcella vulgaris* se multiplie par une sorte de bourgeonnement ; une partie du cytoplasme sort par l'ouverture circulaire, s'arrondit et forme bientôt une cellule-fille symétrique de la cellule-mère, avec des dimensions beaucoup plus faibles.

« Lorsqu'un individu se dispose à la division, ses deux noyaux sont au stade de la prophase ; à l'état de repos, ils sont constitués par une membrane nucléaire, un très gros nucléole central et du nucléoplasme réticulé ; à la prophase, le nucléole a perdu ses limites, comme s'il se dissolvait peu à peu, et sa substance s'est accumulée aux pôles en deux calottes achromatiques hémisphériques ; elles sont réunies par un fuseau achromatique à stries nombreuses ; on distingue dans le plan équatorial des granulations chromatiques assez nombreuses qui représentent les chromosomes. L'existence des deux calottes polaires donne l'impression d'un stade tonnelet ; cette apparence a trompé Gruber, qui n'a pas vu les chromosomes (1). Lorsque la séparation de ceux-ci est effectuée, le noyau, qui avait conservé sa forme jusque-là, commence à s'allonger en tonnelet, et bientôt les chromosmoes cessent d'être visibles.

« A ce moment, la cellule-fille est déjà recouverte d'une membrane ; elle reste en communication avec la cellule-mère par un gros cordon de protoplasme : c'est dans ce cordon que s'engagent simultanément les extrémités po-

(1) Gruber : *Ueber Kernvermehrung und Schwarmbild bei Süsswasser Rhizopoden* (Ber. d. nat. Gesells. zu Freiburg, 1892).

laires des deux fuseaux ; ceux-ci ont pris la forme d'haltères ; la rupture se fait au milieu et les nouveaux noyaux se reconstituent.

« Il résulte de cette description que les noyaux de l'*Arcella vulgaris* se comportent comme ceux du *Trepomonas* et des Urédinées : les noyaux d'une même cellule appartiennent à deux lignées parallèles indépendantes. L'avenir nous dira si cette constitution si intéressante aura, comme chez les champignons basidiomycètes, sa répercussion sur le mode de reproduction sexuelle. »

Comptes rendus, Acad. Sc., n° 12, t. CXXXVI.

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE. — *La sexualité dans le genre Monascus.*

« L'étude de trois genres de champignons, Sphaerotheca (1), Pyronema (2) et Monascus (3), a paru mettre un instant en échec notre conception de la sexualité chez les Ascomycètes.

« Dans un premier Mémoire, nous avons montré qu'il n'existe aucune communication entre l'organe considéré comme anthéridie et l'ascogone du *Sphaerotheca* ; par suite, il ne se produit aucune fusion nucléaire à ce stade, et la karyogamie qui précède la formation de l'asque n'est précédée d'aucune autre dans le développement (4).

(1) Harper: *Die Entw. des Perith. bei «Sphaerotheca Castagnei»* (Ber. d. deutsch. bot. Gesell., Bd. XIII).

(2) Harper : *Sexual reproduction in « Pyronema confluens »* (Ann. Bot. vol. XIV).

(3) Barker : *The Morphology and Develop. of the ascocarp in « Monascus »* (Ann. Bot. vol., XVII.)

(4) P.-A. Dangeard : *Second Mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, série V).

« Grâce à l'obligeance de MM. Barker et Treub, il nous a été possible d'examiner deux espèces appartenant au genre *Monascus* : l'une est le *M. purpureus* décrit par Went ; la seconde, étudiée par Barker, est une espèce nouvelle pour laquelle nous proposons le nom de *M. Barkeri*.

« La formation du périthèce débute de la manière suivante : un filament désigné sous le nom d'anthéridie est recouvert par un second filament qui est l'ascogone ; ce dernier se cloisonne en une cellule terminale, le trichogyne, et une cellule basilaire qui est la cellule centrale ; à un moment donné, l'anthéridie se met en communication par une anastome avec le trichogyne.

« Il est probable que ces divers organes dérivent effectivement de l'anthéridie et de l'oogone des Siphomycètes, comme nous l'avons expliqué ailleurs ; mais les phénomènes de fécondation ne se produisent plus à ce stade : ils ont été reportés à la naissance des asques.

« Barker admet, sans toutefois l'affirmer, que les noyaux de l'anthéridie viennent se fusionner par paires avec ceux de la cellule centrale : c'est donc sur ce point précis que devaient porter nos observations.

« L'anthéridie s'isole du thalle avec deux noyaux ordinairement; ces noyaux se divisent et, plus tard, on trouve de 4 à 10 noyaux environ ; de même l'ascogone débute avec un nombre d'éléments nucléaires qui varie de 2 à 5 ; plus tard, après division, il renferme de 6 à 12 noyaux en deux groupes ; la cloison qui se forme avant l'anastomose de l'anthéridie sépare l'ascogone en une cellule centrale renfermant 2, 4, 6 ou 8 noyaux, et une cellule terminale, le trichogyne, qui en possède 4 ou 5.

« Or, on peut constater avec la plus grande certitude que les noyaux de l'anthéridie et du trichogyne subissent une dégénérescence sur place ; ceux de la cellule centrale seuls ont un rôle actif.

« Selon Barker, cette cellule centrale contient plus tard,

à son intérieur, les filaments ascifères ; l'auteur n'a pas vu deux assises nutritives qui forment la paroi interne du périthèce, comme dans le *Sphærotheca* ; de là vient son erreur ; ces assises, en effet, se désagrègent de bonne heure et entourent l'ascogone d'une couche de protoplasme qui est utilisé pour la nutrition des asques ; ceux-ci proviennent de simples cloisonnements successifs ; les asques possèdent chacun deux noyaux d'origine différente qui se fusionnent en un seul.

« En résumé, il n'existe dans le genre *Monascus* aucune autre fusion nucléaire que celle qui a lieu à la naissance de l'asque ; d'ailleurs, le simple examen morphologique permet de reconnaître la nature indifférente de l'anthéridie ; celle-ci, en effet, donne souvent naissance soit à une chlamydospore, soit même à un périthèce tout entier.

« Les objections qui ont été formulées sur notre découverte de la sexualité chez les champignons supérieurs tombent d'elles-mêmes en ce qui concerne l'exception tirée du genre *Monascus* ; nous montrerons, dans une prochaine note, si l'Académie veut bien nous y autoriser, que les arguments fournis par le développement des rosettes chez le *Pyronema* sont également sans valeur. »

Comptes rendus, Acad. Sc., n° 21, t. CXXXVI.

Botanique. — *Sur le Pyronema confluens.*

« Nous avons réussi à obtenir, cette année, de belles cultures artificielles du *Pyronema confluens*, et nous en avons profité pour reprendre l'étude de ce champignon si intéressant.

« Il est à peine besoin de rappeler que la découverte de grosses vésicules, de rosettes sur le myçelium, est due

aux frères Tulasne ; ces organes ont donné lieu à de nombreuses controverses qu'il serait trop long de rappeler. Disons seulement que, dans un Mémoire récent (1), Harper a cru trouver, dans la manière dont ils se comportent et leur structure, des arguments contre notre théorie de la sexualité chez les champignons supérieurs. Selon Harper, l'anthéridie et l'ascogone possèdent de nombreux noyaux ; les deux organes se mettent en communication par un long tube qui prolonge l'ascogne ; ce trichogyne possède une cloison basilaire qui se forme avant la fusion anthéridienne.

« Notons que, sauf les dimensions plus grandes, cet appareil ressemble exactement à celui des *Monascus*; le cloisonnement de l'ascogone précède la fusion avec l'anthéridie.

« Ce point est très important ; pour qu'un échange de noyaux puisse avoir lieu, il faut nécessairement que la cloison disparaisse ; nous avons démontré que, chez les *Monascus*, cette cloison est persistante ; sa disparition ne servirait d'ailleurs à rien, puisque les noyaux de l'anthéridie et du trichogyne se détruisent sur place.

« Harper a pensé que cette cloison disparaît un moment pour laisser passage aux noyaux de l'anthéridie et se reforme ensuite ; ces noyaux, au nombre de deux cents environ, copuleraient par paires avec ceux de l'ascogone ; seuls les noyaux du trichogyne se détruiraient.

« Or, nous avons pu constater que la cloison qui se trouve à la base du trichogyne est persistante comme chez les *Monascus* ; elle présente simplement en son centre une ponctuation analogue à celles qui existent chez beaucoup de champignons.

« Il ne se produit aucun échange de noyaux entre l'anthéridie et l'ascogone ; on peut assister à la dégénérescence sur place des éléments nucléaires de l'anthé-

(1) Harper : *Sexual reproduction in « Pyronema confluens »* (Annals of Bot., t. V, p. 14).

ridie et du trichogyne : il résulte de là qu'aucune fusion nucléaire n'a lieu à ce stade du développement.

« Les noyaux de l'ascogone seuls restent actifs ; ils sont orientés à la surface de l'organe ; quelques-uns s'enfoncent vers le centre et là se divisent ; le nombre de ces divisions augmente rapidement ; les noyaux provenant de ces divisions sont naturellement plus petits à leur reconstitution que ceux de la zone superficielle ; bientôt l'ascogone produit par bourgeonnement les filaments ascifères dans lesquels passent les noyaux.

« Ces résultats confirment d'une manière absolue ceux que nous avons obtenus dans l'étude des *Monascus* (1) ; au lieu des fusions nucléaires annoncées, nous avons trouvé une dégénérescence des noyaux de l'anthéridie et du trichogyne.

« Si l'on veut avoir l'explication de ces faits, il faut se reporter au genre *Dipodascus* (2) ; là, deux branches, anthéridie et ascogone, se développent côte à côte sur le même rameau ; elles contiennent de nombreux noyaux ; or, deux seulement se fusionnent pour fournir un noyau sexuel ;. les autres disparaissent : cette dégénérescence est évidemment du même ordre que celle des éléments nucléaires du *Monascus* et du *Pyronema* ; elle se rattache d'autre part aux phénomènes analogues décrits chez les Siphomycètes. Il est donc infiniment probable que les anthéridies et ascogones signalés chez quelques Ascomycètes représentent bien les vestiges des organes sexuels des Siphomycètes ; mais aucune fécondation nucléaire ne s'y produit plus ; cette fécondation a été reportée plus loin, ainsi que la formation des asques, à laquelle elle est intimement et nécessairement liée (3). »

(1) Voir la note précédente.

(2) Juel : *Ueber Zellinhalt, Befrucht, und Sporenb. bei « Dipodascus »* Flora, Bd. XCI, 1902).

(3) Comptes rendus, Acad. Sc., nº 22, t. CXXXVI.

Botanique. — *Sur le genre Ascodesmis.*

« On sait qu'un certain nombre d'Ascomycètes possèdent à l'origine du périthèce des filaments copulateurs qui ont été assimilés à des anthéridies et à des oogones, c'est-à-dire à des gamétanges. Un intérêt spécial s'attachait au genre *Ascodesmis*, découvert par M. Van Tieghem, parce que, jusqu'ici, on admettait que la formation du périthèce y résulte des dichotomies successives d'un filament mycélien unique (1).

« Nous avions été frappé cependant par la ressemblance que présente ce filament avec celui qui produit les rosettes chez le *Pyronema* : cette analogie nous a conduit à la découverte de rameaux accouplés par paires, semblables à ceux des *Gymnoascus* : leur nombre est variable pour chaque périthèce ; on en trouve de six à dix environ dans l'*Ascodesmis nigricans*.

« Chaque couple est constitué par deux rameaux enroulés l'un sur l'autre en spirale ; au début, ils ne présentent aucune différence bien sensible ; un peu plus tard, l'ascogone se distingue facilement à son contenu plus riche en cytoplasme et à son diamètre légèrement supérieur à celui de l'anthéridie.

« Nos observations montrent que, dès les premières dichotomies du filament générateur, la branche qui fournira les anthéridies se différencie de celle qui donnera naissance aux ascogones ; ces organes ne seraient donc pas portés sur un même rameau comme chez les *Eremascus*, mais proviendraient de branches différentes comme chez les *Pyronema*.

(1) Van Tieghem : *Sur le développement du fruit des Ascodesmis* (Bull. Soc. botanique de France, t. XXIII, 1876, p. 271).

« Les anthéridies et les ascogones sont plurinucléés ; nous avons cherché la trace d'une communication directe entre les deux rameaux accouplés, mais sans parvenir à la découvrir : le cytoplasme se raréfie de bonne heure dans les anthéridies et disparaît également au sommet de l'ascogone ; cette partie qui s'isole par une cloison du reste de l'organe est donc identique au trichogyne des *Monascus*.

« On ne voit ordinairement que trois ou quatre noyaux dans l'anthéridie ; l'ascogone en renferme sept ou huit ; il n'en reste finalement que quatre ou cinq après séparation du trichogyne ; mais ces derniers ont augmenté de volume et ils possèdent un gros nucléole ; ce sont les seuls qui, lors du bourgeonnement de l'ascogone, fournissent, après une ou plusieurs bipartitions, les noyaux copulateurs des asques.

« Les paraphyses proviennent de ramifications basilaires du filament initial ; elles contiennent plusieurs noyaux.

« Comment concilier l'existence de ces organes copulateurs chez les Ascomycètes avec l'absence de fusions nucléaires dans l'oogone, alors qu'il s'en produit plus tard à la naissance des asques ?

« Nous sommes en mesure maintenant d'en donner une explication rationnelle.

« Lorsque les Siphomycètes ont passé de la vie aquatique à la vie aérienne, leurs sporanges sont devenus des conidiophores de formes variées, isolés ou inclus dans des conceptacles ; or les gamétanges ne sont que des sporanges à spores affaiblies (1) ; il est naturel qu'ils aient subi une différenciation analogue à celle des sporanges ; ils se sont transformés en gamétophores à

(1) Consulter notre Théorie de la sexualité (Le Botaniste, 6e série, p. 263).

gamètes extérieurs. Le gamétophore fertile, ou ascogone, équivalent d'un conidiophore à spores affaiblies, donne naissance à des gamètes qui s'unissent par deux, grâce à l'absence de cloison. L'origine différente des noyaux copulateurs montre bien qu'il s'agit de la formation d'un œuf, comme nous l'avons toujours soutenu : le mode de germination est encore celui d'un œuf, puisque le produit en est un asque ou sporange, comme chez les Péronosporées ; enfin, la réduction chromatique qui, selon nos observations, intervient à ce moment, ne laisse aucun doute sur la nature sexuelle du phénomène.

« Avec cette interprétation, qui nous paraît définitive, la sexualité des champignons supérieurs rentre dans le schéma général de la fécondation. »

Comptes rendus, Acad. Sc., nº 14, t. CXXXVII.

NOUVELLES CONSIDÉRATIONS

SUR

LA REPRODUCTION SEXUELLE DES CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS

Actuellement, ce sont les Basidiomycètes qui sont les mieux connus des Champignons supérieurs, au point de vue de la structure et des phénomènes reproducteurs ; on peut formuler les règles suivantes, qui sont générales ou ne comportent que de rares exceptions.

1º La cellule des Basidiomycètes contient normalement deux noyaux, tout au moins dans l'appareil reproducteur sexué.

2º Les noyaux possèdent deux chromosomes.

3º La division des noyaux est simultanée dans chaque

article ; il existe deux lignées parallèles et indépendantes d'éléments nucléaires.

4° Cette disposition assure une parenté très éloignée aux noyaux de la baside.

5° L'union des deux noyaux dans la baside constitue un phénomène sexuel.

6° La réduction chromatique a lieu à la germination de l'œuf.

Il nous sera peut-être permis de rappeler que chacun des résultats que nous venons d'énumérer a eu son origine première dans notre laboratoire. Cette constatation n'amoindrit en aucune manière le grand mérite et la valeur des mémoires publiés sur l'histologie des Basidiomycètes par Rosenvinge, Rosen, Wager, Juel, Harper, Maire, etc. ; mais elle nous permet d'évoquer avec infiniment de plaisir la collaboration dévouée de notre ancien préparateur Sappin-Trouffy.

Si nous envisageons maintenant le groupe des Ascomycètes, nous pouvons encore formuler certaines conclusions bien établies :

1° Le nombre des noyaux par article est variable selon les espèces et les genres : lorsque les articles sont plurinucléés, il existe fréquemment de grandes différences dans le nombre de leurs noyaux.

2° Dans tous les cas, l'asque jeune contient deux noyaux d'*origine différente*, comme la baside.

3° L'origine différente de ces noyaux est obtenue de deux manières : 1° par division simultanée de deux noyaux superposés dans le sens de la longueur du filament, comme chez les *Péziza*, les *Helvella*, etc. ; l'article médian qui donne naissance à l'asque possède ainsi deux noyaux cousins et non frères ; ce procédé a été retrouvé par Harper chez plusieurs espèces : il semble être très répandu, et nous en donnerons de nombreux exemples dans notre prochain mémoire sur les Ascomycètes. Dans la seconde

manière, il se produit une division simultanée et parallèle des deux noyaux de chaque article, exactement comme chez les Basidiomycètes : ce mode a été entrevu par nous chez les *Exoascus* ; il vient d'être décrit avec précision par Maire chez le *Galactinia succosa* (1).

4° Les deux noyaux de l'asque se fusionnent comme ceux de la baside.

Pour que la question de la sexualité des Ascomycètes devînt aussi claire que celle des Basidiomycètes, il fallait :

A) Trouver la signification des organes décrits autrefois par de Bary sous le nom d'archicarpes et d'anthéridies.

B) Chercher le nombre des chromosomes du noyau ; voir si ce nombre est constant dans le groupe.

C) Indiquer l'endroit où se produit la réduction chromatique.

A

Les organes décrits par de Bary représentent divers stades de transition du gamétange au gamétophore. Les gamètes, comme les conidies, sont portés, chez les Ascomycètes, sur des appareils de forme variable qui proviennent de la transformation, sous l'influence d'un changement de milieu, des sporanges et des gamétanges qui caractérisent la fructification des Siphomycètes ; rien d'étonnant à ce qu'il existe encore quelques termes de passage rappelant cette origine.

Pour bien comprendre les modifications qui se sont produites dans le mode de reproduction asexuel et le mode de reproduction sexuel, il faut avoir nettement présentes à l'esprit les relations qui rattachent le second mode au premier : *le gamétange dérive du sporange* ; il n'est qu'un sporange à spores affaiblies ; *les gamètes sont des spores*

(1) Maire : *Recherches cytologiques sur le Galactinia succosa* (Comptes rendus, Acad. Sc., novembre 1903).

affamées, incapables, dans les conditions ordinaires, de continuer leur développement.

Si le milieu agit d'une certaine façon sur l'un des modes de fructification et modifie la forme de l'appareil, *son action doit avoir une répercussion analogue et parallèle sur l'autre ; tout au moins, si elle a lieu, ne doit-on pas s'en étonner.*

Or, il en est bien évident que les Champignons supérieurs qui ont pour ancêtres les Siphomycètes, *ont transformé, en passant de la vie aquatique à la vie aérienne, leurs sporanges en conidiophores.* Si nous voulions rechercher par quelles transitions, nous serions porté à croire que le renflement terminal du conidiophore, chez l'*Aspergillus*, rappelle le sporange primitif ; les spores, au lieu de continuer à se former à l'intérieur de l'organe, sont devenues externes ; mais, déjà, dans ce genre *Aspergillus*, le renflement peut diminuer jusqu'à disparition presque complète ; nous arrivons, par de nombreuses transitions, à un aspect voisin de celui qui nous est offert par le conidiophore des *Penicillium* ; si une seule chaînette de spores existe, comme dans les *Erysiphe*, l'ensemble des spores du conidiophore correspond quand même à la totalité des spores d'un sporange.

Nous trouvons une preuve de la justesse de ces conclusions dans les considérations suivantes :

Chez les Champignons supérieurs, l'asque seul a conservé les caractères généraux d'un sporange ; l'œuf des Ascomycètes germe directement en un sporogone analogue à celui des *Cystopus*. Chez les Basidiomycètes, la baside en germant se comporte aussi tout d'abord *comme un sporange* ; le noyau de l'œuf subit plusieurs bipartitions successives ; mais la transformation du sporange en conidiophore est *commencée* ; les spores *bourgeonnent à l'extérieur du renflement.* Nous saisissons donc ici le *premier terme de passage du sporange au conidiophore.* Si,

nous reportant au mode de reproduction asexuel, nous considérons le renflement de l'*Œdocephalum*, nous constatons qu'il est encore plus voisin du sporange que celui des *Aspergillus* ; à vrai dire, sa parenté avec le sporange est la même que celle du conidiophore d'une baside.

Puisqu'il existe encore des *intermédiaires entre le sporange et le conidiophore*, qui nous permettent de suivre la marche de la différenciation de l'appareil asexuel, il n'est pas étonnant que nous trouvions encore des vestiges de la *transformation du gamétange en gamétophore*. Ce sont ces vestiges qui constituent les organes rencontrés au début du périthèce dans les *Sphaerotheca*, les *Erysiphe*, les *Monascus*, les *Pyronema*.

L'ensemble des spores d'une chaînette d'*Erysiphe*, d'une tête conidifère d'*OEdocephalum* ou d'*Aspergillus*, d'un conidiophore de baside correspond évidemment à la totalité des spores d'un sporange ; de même l'*ensemble des spores d'un ascogone*, c'est-à-dire d'un gamétophore, *correspond aux gamètes d'un gamétange*.

Si une *copulation s'effectue entre ces gamètes*, *l'acte sexuel ne peut être contesté*.

Normalement, la copulation aurait dû avoir lieu entre gamètes portés par deux gamétophores développés aux dépens des deux gamétanges ; si ces gamétanges étaient restés *indépendants*, comme chez beaucoup d'algues ou comme chez les Monoblépharidées, il est probable que l'évolution aurait suivi cette marche naturelle. Mais, chez les Siphomycètes les deux gamétanges se mettent en relation directe : la communication qui s'établit entre ces organes n'a d'autre but que de permettre la *réunion* des gamètes ; avec la transformation du gamétange en gamétophore, ce phénomène devient sans objet: il pourra encore servir peut-être à assurer une meilleure nutrition de l'ascogone pendant quelque temps ; puis il dis-

paraîtra avec l'organe lui-même, au cours de l'évolution.

Pour beaucoup de conidiophores, il est inutile de rechercher les traces du sporange ancestral ; de même, pour beaucoup d'ascogones, il est impossible de retrouver aucun vestige du gamétange primitif : ce sont là choses ordinaires en évolution.

Notre théorie s'appuie sur des observations nombreuses et précises : les phénomènes de karyogamie sur lesquels elle repose ont un caractère général ; l'interprétation s'adapte aux lois générales de la sexualité ; elle explique de la façon la plus naturelle les débuts du périthèce des Ascomycètes qui pendant un demi-siècle ont été l'objet de discussions passionnées entre des savants comme de Bary, Tulasne, Brefeld, Van Tieghem ; chacun d'eux tenait une parcelle de la vérité ; mais la solution définitive était liée à un progrès de la technique histologique ; elle ne pouvait venir qu'à son heure ; peut-être même l'opposition qu'elle a rencontrée n'est-elle pas étrangère à sa mise au point exacte.

B

La détermination du nombre des chromosomes dans la division nucléaire des Ascomycètes semblait devoir être attribuée au professeur Harper. Ce dernier, en effet, a étudié avec beaucoup de soins cette division dans l'*Erysiphe vulgaris*, l'*Ascobolus furfuraceus*, le *Peziza Stevensoniana*, le *Pyronema confluens*. Ainsi, à propos de l'*Erysiphe vulgaris*, il dit : « Wenn die Tochterchromosomen auseinander rücken und sich nach den Polen bewegen, gelingt es ziemlich leicht festzustellen, das ssie in der Zahl von je acht in jeder Spindelhälfte vertreten sind (1) » ;

(1) Harper : *Kernth. und freie Zell, im Ascus* (Jahr. f. Wiss. Botanik, Bd. xxx, p. 254).

ce nombre huit se maintiendrait constant dans les trois divisions. Dans un autre mémoire, ce savant écrit à propos du même stade dans l'*Ascobolus furfuraceus* et le *Peziza Stevensoniana* : « In diesem Zustande ist est ziemlich leicht festzustellen dass sie beiderseits acht an der Zahl sind, sowohl bei *Ascobolus*, wie bei *Peziza* (1). » Enfin, dans son récent travail sur le *Pyronema confluens*, nous lisons : « The larger nuclei in the first division in the ascus are by far the most favourable for this work, and I am of the opinion from a study of a large series of cases that there are ten chromosomes present at this stage » ; il ajoute plus loin, à propos de la division dans les hyphes ascogènes : « I am inclined to the view that the same number that is ten, is present here as in the divisions in the ascus described above (2). »

Harper est donc très affirmatif en ce qui concerne les trois premières espèces : celles-ci *posséderaient incontestablement huit chromosomes à leur noyau*, tandis que le *Pyronema confluens* en aurait, *selon toute apparence, une dizaine.*

En suivant le développement du périthèce dans l'*Ascobulus furfuraceus* et le *Pyronema confluens*, nous avons été conduit a reprendre en détail l'étude de la karyokinèse dans ces deux genres; la fixation a été faite avec le liquide de Merkel, et les colorations ont été obtenues suivant le procédé de Flemming (safranine, violet de gentiane, orange). Cette méthode est celle qui a été employée par Harper ; néanmoins nous arrivons à des résultats différents de ceux qu'il a obtenus.

Tout d'abord, nous noterons la manière d'être de la centrosphère et du centrosome dans l'asque ; après la

(1) Harper : *Beitrag zur kennt der kernth. und Spor. im Ascus* (Ber. d. Bot. Gesell., Bd. XIII, 1895, p. 72).

(2) Harper : *Sexual Repr. in Pyronema confluens* (Ann. of. Botany, V, XIV, p. 395).

seconde bipartition et la troisième, nous avons vu très nettement, pendant la période de repos du noyau, une sphère en contact avec la membrane nucléaire ; sa substance, sensiblement homogène, se colore en bleu et se différencie très nettement du cytoplasme ; au centre de la sphère, existe un nodule qui se colore en rouge comme le nucléole : c'est le centrosome qui ordinairement est unique ; parfois cependant, il est fragmenté en plusieurs granulations. Nous n'avons pas suivi la bipartition de la centrosphère ; mais elle se poursuit sans aucun doute, car, à la prophase de la troisième bipartition, on retrouve deux corpuscules semblables à deux pôles opposés.

Lors de la mitose, la substance bleue de la centrosphère fournit les rayons de l'aster, et le centrosome, arrivé au contact de la membrane nucléaire, donne insertion aux pôles du fuseau ; après la troisième bipartition, la centrosphère s'étend en calotte à la surface du noyau, prenant une part active à la différenciation des spores.

Si nous examinons maintenant le fuseau au stade de la plaque équatoriale, nous trouvons seulement *quatre* chromosomes, au lieu des dix signalés par Harper.

La détermination du nombre exact de chromosomes présente dans la circonstance une importance considérable ; aussi n'avons-nous rien négligé pour obtenir un résultat précis : nos numérations ont été effectuées avec soin sur de nombreux fuseaux aux trois mitoses successives de l'asque ; partout, avant le dédoublement de la plaque, il n'existe que quatre chromosomes.

Dans l'*Ascobolus furfuraceus*, la mitose présente des caractères généraux identiques à celle du *Pyronema confluens;* le fuseau est plus ou moins parallèle à l'axe dans les deux premières bipartitions ; il est transversal à la dernière : or, à chacune des divisions, on compte *quatre* chromosomes au stade de la plaque équatoriale ; les figures pourraient être aisément confondues avec

celles qui sont fournies par le *Pyronema*; toutefois, le nucléole est plus réduit.

Le noyau des *Pyronema* et des *Ascobolus* possède donc quatre chromosomes, contrairement aux observations d'Harper.

A la suite de ce résultat inattendu, nous avons examiné à nouveau d'anciennes préparations de *Borrera ciliaris* et d'*Endocarpon miniatum*; nous avons reconnu la présence de quatre chromosomes soit au stade de la plaque équatoriale, soit au stade tonnelet; la même constatation a été faite chez l'*Ascodesmis nigricans*.

L'existence de quatre chromosomes dans la division nucléaire a été reconnue par Maire chez le *Galactinia succosa*.

On est donc en droit de penser que les Ascomycètes possèdent peut-être, comme les Basidiomycètes, *le même nombre de chromosomes dans toutes les espèces :* ici ce nombre est *quatre*.

Cette découverte a été faite simultanément et d'une manière indépendante par Maire et nous (1) : elle offre, semble-t-il, toutes garanties de certitude (2).

C

Le noyau de l'œuf de plusieurs Ascomycètes possède, comme nous venons de l'établir, quatre chromosomes dès sa première bipartition. Il suffit donc, pour connaître l'endroit où se produit la réduction chromatique, de trouver un bon exemple de mitose dans l'appareil végétatif; les divisions nucléaires qui précèdent la karyogamie sont, en effet, toutes du même type, sans aucun doute.

(1) Séance de la Société mycologique de France tenue à Poitiers en octobre 1903.

(2) Dans une note récente (Comptes rendus, Acad. sc., n° 22, 1903), Guillermond indique le chiffre de huit chromosomes ou douze pour plusieurs Pézizées; la vérification de ce résultat offrirait un grand intérêt.

Je ne puis ici apporter, à mon grand regret, que des probabilités, très sérieuses, il est vrai, mais non une affirmation catégorique, comme je l'aurais désiré.

Il était tout indiqué de chercher à suivre les divisions nucléaires qui précèdent directement la formation de l'asque chez le *Pyronema confluens*; nous avons bien rencontré quelques stades « tonnelet » qui *donnaient l'impression de quatre chromosomes* ; mais la petitesse des éléments est telle qu'on craint toujours d'être le jouet d'une illusion, et disons mieux, d'une suggestion.

Nous sommes disposé à considérer comme aussi probantes d'anciennes observations sur le *Sphaerotheca Castagnei* : on se rappelle que nous avons signalé une mitose dans la cellule-mère du conidiophore de cette espèce. « Nous avons eu quelque peine à nous faire une idée sur le nombre des chromosomes, écrivions-nous ; certains aspects portaient à fixer leur nombre à quatre ; d'autres laissaient supposer un nombre plus élevé, qui était de huit environ (1). » Si nous avions finalement adopté ce dernier chiffre, c'est qu'il correspondait à celui qui était attribué par Harper au noyau de l'asque des *Erysiphe*. En réalité, c'est bien le chiffre quatre qui représentait le nombre normal des chromosomes du noyau de la cellule-mère; l'autre provenait évidemment du dédoublement de la plaque équatoriale.

Dès maintenant, nous nous croyons autorisé à admettre que *la réduction chromatique se produit, comme chez les Basidiomycètes, à la germination de l'œuf.*

Les véritables affinités des Champignons supérieurs ont été tellement obscurcies dans ces derniers temps qu'il est nécessaire de les exposer sous leur véritable jour : ce serait, pensons-nous, fermer les yeux à la lu-

1. P.-A. Dangeard : *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes.* (Le Botaniste, 5e série, p. 259).

mière que de ne pas accepter leur parenté avec les Ascomycètes, surtout après les considérations qui précèdent.

On sait que la sexualité a introduit dans le développement des êtres vivants un stade gamétophyte qui s'est ajouté au stade sporophyte; ces deux stades ne sont nettement différenciés l'un de l'autre que si la réduction chromatique a été retardée; le sporophyte possède alors 2 n chromosomes à son noyau; c'est un sporophyte secondaire qui a pris une importance considérable dans la plante supérieure (1).

Mais si la réduction chromatique intervient à la germination de l'œuf, le sporophyte conserve les caractères primitifs; il ressemble plus ou moins au gamétophyte; tous deux sont d'origine primaire avec un noyau à n chromosomes. Dans ces conditions, le gamétophyte se montre tel qu'il était à son apparition au cours de l'évolution : c'est une simple modification du sporophyte qui intervient en fin de végétation; les deux états sont fréquemment réalisés snr le même thalle qui produit d'abord des sporanges, puis un mélange de sporanges et de gamétanges, et finalement des gamétanges exclusivement.

Cette disposition est très marquée chez les Siphomycètes; il n'est pas étonnant que nous la retrouvions chez les Champignons supérieurs.

Nous distinguerons, dans le développement de ces derniers :

1° Un stade sporophyte qui donne naissance à des conidiophores, très variés comme forme, isolés ou inclus dans des appareils qui portent, selon les cas, le nom d'écides, de spermogonies, etc.;

2° Un stade gamétophyte, qui intervient, comme toujours, en fin de végétation; il produit des gamétophores

1. Consulter dans le *Botaniste* les diverses considérations que nous avons développées sur la reproduction sexuelle et plus particulièrement notre théorie de la sexualité.

isolés ou inclus dans des appareils qui portent, selon les cas, le nom de périthèces, de chapeau, etc.

Les gamétophores donnent naissance à des gamètes unis par deux : ce sont des « diplogamètes » ; leur réunion en une seule cellule constitue l'œuf.

L'œuf germe, comme celui des Siphomycètes, en un sporogone qui est un asque ou une baside, c'est-à-dire un sporange ou un conidiophore.

Le mélange des cytoplasmes est assuré chez les Champignons supérieurs par les nombreuses anastomoses qui s'établissent entre les filaments du thalle.

A propos d'une lettre du professeur Harper relative aux fusions nucléaires du « Pyronema confluens » par P.-A. Dangeard.

La discussion au sujet de la sexualité des Champignons supérieurs se prolongeant outre mesure, nous avons pris, ainsi que nous le disions dans l'introduction de cette neuvième série du *Botaniste*, la détermination d'écrire au professeur Harper pour le prier de revoir ses préparations. Nous lui faisions part de nos nouvelles et récentes recherches sur les Erysiphées, qui confirment d'une manière absolue nos anciennes observations sur le *Sphaerotheca* ; nous lui communiquions les résultats concordants obtenus avec les *Pyronema* et les *Monascus* ; nous insistions tout particulièrement sur l'importance de son témoignage, puisque toute une école s'est engagée à sa suite.

Nous avons reçu la réponse suivante qui marquera nécessairement une date dans l'histoire de la sexualité des Ascomycètes :

« Madison, États-Unis. Novembre 1903.

« Dear Sir,

« I am surprised that your study of Pyronema has brought you to no more clear or satisfactory result and I am sure that a *really complete* series of preparations will show you all the stages I have figured.

« The form is a favorable one and is well worth careful and protracted investigation. I have never seen any evidence of degeneration in the nuclei of the antheridia which have fused with trichogynes. The nuclei of the trichogyne on the other hand can be easily found in all stages of degeneration just as I have figured them. There is no degeneration of the male nuclei and the copulation is just as I have described it... »

Cette réponse n'est pas telle que nous la souhaitions : le professeur Harper maintient les conclusions de son mémoire sur le *Pyronema* : de notre côté, nous affirmons l'absence de fusions nucléaires dans l'oogone et l'existence dans l'anthéridie de dégénérescences nucléaires analogues à celles que nous avons reconnues dans le *Sphaerotheca Castagnei*, l'*Erysiphe Martii*, l'*Erysiphe Cichoracearum* et les *Monascus*.

Nous en sommes réduit à réclamer un arbitrage pour régler ce différend d'ordre purement scientifique ; il ne manque pas heureusement d'histologistes capables d'entreprendre un travail de cette nature, et de le mener à bonne fin.

En attendant, nous demandons la permission d'exposer brièvement les raisons qui militent en faveur de notre opinion et permettent de l'accepter sans aucune réserve.

1° Harper a récolté son *Pyronema* sur des feuilles mortes. « The substratum on which I have found the *Pyro-*

nema most abundant, makes it especially favourable for sectioning, the leaves or leaf mould offering little or no resistance to the microtome-knife. More trouble is sometimes occasioned by diatoms, which were foud extremely abundant in the substratum in some cases and indicate the degree of moisture favoured by the Fungus (1). »

Nous avons cultivé le *Pyronema* sur un milieu artificiel d'agar-agar, dans lequel nous avions incorporé de la poussière de charbon ; nos récoltes étaient abondantes et vigoureuses ; l'apparition des rosettes se faisait dès le troisième jour de la culture, et les périthèces se montraient au bout d'une semaine. Il suffisait de râcler légèrement la surface du milieu nutritif pour enlever, *sans aucune déformation*, les nombreuses rosettes du *Pyronema*, avec le mycélium qui les porte. Personne ne s'était placé jusqu'ici dans des conditions aussi favorables d'étude : *nos matériaux ne renfermaient aucun corps étranger.*

Entre des échantillons de cette nature et *des exemplaires mélangés à du terreau ou à des feuilles*, aucun histologiste n'hésiterait un seul instant.

2° La fixation et la coloration des objets ayant été faites par les mêmes méthodes, il ne reste à envisager que la *question d'aptitude professionnelle* et la *nature de la collection* réunie pour l'étude du point controversé.

Nous reconnaissons bien volontiers la valeur incontestée du professeur Harper comme histologiste ; mais, puisque nos résultats diffèrent des siens, il nous sera permis de faire observer que nous avons décrit une centrosphère là où il n'avait rien figuré : nous remarquerons en outre que nous avons rectifié sa description de la division nucléaire. Harper signalait une douzaine de chromosomes dans le noyau de l'asque ; nous avons pu montrer qu'il n'en existe que quatre seulement (2).

(1) Harper : *Sexual Reprod. in Pyronema* (Ann. of Botany, v. XIV, p. 337).
(2) Consulter le travail précédent.

Si nos descriptions ont été plus complètes et meilleures que celles d'Harper en ce qui concerne l'asque et son contenu, il y a de fortes présomptions pour admettre *que nos préparations valaient les siennes* et que *l'interprétation elle-même ne comportait aucune infériorité.*

Sur le second point, nous nous expliquerons également très franchement.

Nous ignorons l'importance de la collection de notre honorable contradicteur ; mais nous dirons en quoi consiste la nôtre.

Sans compter les préparations non durables faites dans un milieu glycériné, après colorations variées, nous possédons plus d'une centaine de préparations durables, colorées par la méthode de Flemming (safranine, violet de gentiane, orange B). Dans chacune, il existe trois ou quatre rubans en séries continues d'une longueur de 30 à 40 mm ; chaque ruban contient en moyenne 100 à 150 sections d'oogones et d'anthéridies ; à 5 sections par oogone, cela représente un minimum de cent oogones et anthéridies par préparation. Au total un ensemble de 10.000 éléments de chaque sorte à tous les stades, depuis la naissance des rosettes, jusqu'à la production des périthèces, le tout fixé à différentes heures de la journée. D'autres préparations durables renferment un grand nombre de rosettes entières.

On nous concédera peut-être que *cette collection est « really complete ».*

Nous ajouterons que toutes ces préparations ont été examinées, sans exception, avec un soin scrupuleux, de même que les préparations non durables, qui étaient supérieures en nombre.

Nous sommes beaucoup plus à l'aise maintenant pour entrer dans la discussion des faits.

Nous commencerons par prémunir contre une erreur possible ceux qui étudieront à nouveau le *Pyronema* : à

un moment donné, les noyaux de l'organe sont tous pariétaux ; le centre de l'organe est absolument dépourvu d'éléments nucléaires, puis, un peu plus tard, on aperçoit, au centre, des *disques chromatiques* dont le nombre augmente peu à peu ; ces disques sont constitués par des granules; ils ont tout à fait l'aspect d'une plaque équatoriale, soit qu'on les regarde de face, soit qu'on les observe de profil ; l'illusion est encore fortifiée par le fait que deux plaques ont fréquemment leurs faces parallèles et situées à une distance variable l'une de l'autre. Nous avons pris ces formations au début pour des noyaux en division ; sans pouvoir affirmer que ces disques n'ont pas la signification que nous leur avons attribuée à un premier examen, nous nous bornerons ici à manifester des doutes sérieux sur leur nature que nous discuterons plus amplement dans un prochain numéro.

Parmi les points controversés, il en est un dont la solution fournit immédiatement la clef du difficile problème posé dans ces pages.

La cloison basilaire se détruit-elle un instant en vue du passage des noyaux mâles pour se reformer ensuite, ainsi que le veut Harper ? Ou bien, cette cloison est-elle persistante comme nous l'affirmons, après Kihlmann ?

La cloison qui se trouve à la base du trichogyne est une paroi épaisse, exactement semblable à celles qui séparent les divers articles d'un thalle : elle est perforée comme chez beaucoup d'Ascomycètes ; ce pore central se retrouve avec les mêmes caractères dans la cloison des articles qui supportent les rosettes ; au bout de quelque temps, ce pore est recouvert par un bouchon d'une substance gélatineuse qui se colore par les divers réactifs nucléaires employés.

Si cette cloison se détruisait, elle ne pourrait être remplacée que par une *membrane d'origine et de structure très différente*. En effet, du côté du trichogyne, le cyto-

plasme, au moment de la prétendue migration des noyaux, n'existe plus qu'à l'état de *substance inerte* ; c'est donc au contact direct du protoplasme de l'organe que devrait se former la nouvelle cloison.

Or, la première cloison est située au fond d'une sorte d'entonnoir constitué par la jonction du trichogyne à l'oogone ; la seconde devrait apparaître à l'ouverture même de l'entonnoir, c'est-à-dire en continuation directe avec la membrane de l'oogone.

La destruction de la première cloison impliquerait un changement de position pour la seconde et aussi une modification de structure, la perforation n'ayant plus de raison d'être.

Harper place ces deux cloisons au même niveau : la première, comme la seconde, continuerait directement la membrane de l'oogone (fig. 6, 10, 17, 18, 29 ; Pl. XIV-Pl. XX).

L'erreur est manifeste : on n'a qu'à se reporter à la fig. 97 donnée par de Bary dans son *Traité des champignons*, on verra que la cloison occupe, comme nous venons de le dire, *le fond d'une sorte d'entonnoir* (A), *et cette disposition persiste jusqu'à la production des filaments ascogènes* (C).

La preuve de la persistance de la cloison résulte : 1° *du fait qu'elle occupe toujours la même situation relative par rapport à l'oogone et au trichogyne* ; 2° *de ce qu'elle conserve la même structure.*

Le premier point est acquis malgré les protestations d'Harper, puisqu'à notre témoignage s'ajoute celui de Bary lui-même ; on notera simplement que l'ouverture de l'entonnoir formé par la cloison s'élargit avec l'augmentation de volume de l'oogone.

En ce qui concerne le second point, nous venons d'in-

(1) De Bary : *Morphol. und Biologie of the Fungi*, traduction Garnsey-Balfour, Oxford, 1897, p. 209.

diquer pourquoi une cloison de nouvelle formation serait dépourvue de pore central. Or, nous avons rencontré maintes fois la *calotte gélatineuse chromatique qui recouvre le pore de la cloison* à un moment où le contenu du trichogyne et de l'anthéridie était complètement désorganisé. Si Kilhmann n'a pas aperçu ce bouton chromatique aux derniers stades du développement de l'oogone, c'est qu'à ce moment le cytoplasme du trichogyne est ordinairement transformé lui-même, au contact de la cloison, en une substance gélatineuse chromatique.

En résumé, *il est parfaitement établi que Kilhmann avait raison lorsqu'il reconnaissait qu'aucune communication directe ne se produit entre le contenu de l'anthéridie et celui de l'oogone ; par suite, le mélange des noyaux dans l'oogone et leur fusion par paires est impossible* ; tout l'échafaudage élevé par Harper s'écroule, au risque d'atteindre non seulement l'auteur, mais ceux qui avaient mis leur confiance dans la solidité de l'œuvre.

Nous arrêterions ici cette discussion, devenue sans objet, sans le désir que nous avons de guider ceux qui reprendront cette étude.

I. — Harper estime à *deux cents* environ le nombre des noyaux contenus dans l'oogone et dans l'anthéridie ; les noyaux mâles se fusionneraient par paires avec les noyaux femelles ; s'il existe une légère différence (slight difference) entre le nombre des noyaux de chaque organe copulateur, les éléments nucléaires surnuméraires se détruisent par la suite (1).

Nous sommes d'accord avec Harper sur le nombre approximatif des noyaux de l'oogone; mais nous estimons que l'anthéridie n'en renferme guère plus d'une centaine. Une section longitudinale d'anthéridie renferme au maximum de 40 à 50 noyaux : celle de l'oogone en montre de

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 353.

35 à 40 ; mais, tandis que l'oogone dans nos préparations fournissait cinq sections, l'anthéridie n'en donnait que deux tout au plus.

Il y a là déjà une forte présomption en faveur d'une *inégalité de moitié* environ dans le nombre des noyaux de chaque organe ; mais nous comprenons très bien qu'on n'admette pas notre estimation sans plus ample informé ; aussi continuons notre examen.

Déjà, Kihlmann avait décrit une anthéridie bifurquée en relation avec deux oogones; nous avons retrouvé un exemple du même genre, mais il ne prouve rien, parce que l'anthéridie dichotome avait une grosseur anormale. Il n'en est plus de même lorsqu'une *anthéridie ordinaire* est perforée par deux trichogynes appartenant à *deux oogones différents et de grosseur normale* ; dans nos cultures le cas était *fréquent*. Harper, qui n'a travaillé, semble-t-il, que sur des exemplaires enrobés dans la paraffine, n'a pas vu ces cas pourtant fort intéressants au point de vue du nombre différent des noyaux en présence.

Nous sommes autorisé à conclure que l'inégalité entre le nombre des noyaux qualifiés de mâles et les noyaux considérés comme femelles d'un système copulateur est tellement grande qu'elle ne permet pas de supposer une fusion par paires dans les conditions indiquées par Harper ; il resterait une moitié et peut-être même parfois les trois quarts des noyaux femelles inutilisés.

II. — Selon Harper, les deux cents noyaux de l'anthéridie traversent toute la longueur du trichogyne, abandonnant sur place le cytoplasme qui les contient (1). N'oublions pas qu'à ce moment les noyaux du trichogyne sont en complète dégénérescence ; le protoplasma du tube est devenu par suite de cette disparition en quelque sorte *substance inerte* ; il contient un réseau chromatique formé

(1) Harper : *loc. cit.*, p. 352.

par les débris nucléaires et « with the inflow of these antheridial nuclei, the entire protoplasmic contents of the tube become still further disorganised » (2).

Qu'on veuille bien réfléchir sans parti pris à cette série d'invraisemblances ; deux cents noyaux, abandonnant le cytoplasme qui est la raison d'être de leur vitalité et chevauchant au travers d'une substance visqueuse en désorganisation sur une longueur qui atteint parfois 50 μ et davantage.

Sans entrer ici dans des détails qui trouveront leur place dans notre prochain mémoire, nous citerons une observation qui montre bien l'inexactitude de la description d'Harper.

Ce savant admet que les noyaux de l'anthéridie *ont la même grosseur et la même structure que ceux de l'oogone jusqu'au moment où s'opère la fusion.*

Il est très facile de se rendre compte du contraire ; la ressemblance d'aspect n'existe que pendant la période de croissance de la rosette ; à ce moment le cytoplasme renferme de nombreuses vacuoles de diamètre variable ; les noyaux sont disséminés un peu partout. Sitôt que les deux organes sont en relation au moyen du trichogyne, on voit des changements se produire en sens contraire. Le protoplasma de l'oogone perd ses vacuoles et prend une stucture réticulaire ; les noyaux se groupent en une assise très régulière sous la membrane ; d'un autre côté, les noyaux du trichogyne entrent en dégénérescence et le phénomène s'étend à ceux de l'anthéridie.

Pendant que les *noyaux pariétaux de l'oogone augmentent de volume, épaississent leur membrane, chargent leur nucléole de chromatine*, on voit, dans le *même couple, les noyaux anthéridiens, réduits à l'état de simple vésicule, avec un nucléole imperceptible qui disparaît finalement* ;

(2) Harper : *loc. cit.*, p. 349.

le cytoplasme qui les renferme se creuse d'une ou deux grandes vacuoles centrales ; il s'accumule en croissant du côté du trichogyne dans lequel il pénètre plus ou moins avant ; sa structure, qui était homogène, devient granuleuse, et les granules se dissocient avant de passer à l'état gélatineux, amorphe et chromatique.

Ce stade, très caractéristique et très démonstratif, se rencontre très fréquemment pour l'excellente raison qu'il dure longtemps : aussi n'arrivons-nous pas à comprendre comment il a pu échapper à un observateur aussi sagace que le professeur Harper. Nous en sommes d'autant plus surpris que celui-ci a parfaitement vu dans le trichogyne la transformation des noyaux en vésicules à membrane mince après disparition du nucléole; les noyaux de l'anthéridie se comportent exactement de la même manière ; l'aspect est le même et il *ne peut être confondu avec celui des gros noyaux pariétaux de l'oogone.*

Harper a donc certainement commis une erreur en *attribuant aux noyaux de l'oogone et de l'anthéridie un même diamètre, une même structure et une même destinée.*

III. — Il nous reste à examiner le prétendu stade des fusions nucléaires dans l'oogone.

Si l'on en croit la description du savant américain, les noyaux femelles s'assemblent au centre de l'oogone, où ils sont rejoints par les noyaux mâles ; aucun caractère ne permet de les distinguer ; la masse provenant de cette réunion est tellement dense qu'elle rend l'étude difficile ; on réussit cependant à rencontrer, sur les bords, des noyaux aux divers états de la conjugaison ; celle-ci opérée, la cloison basilaire du trichogyne se reforme et les noyaux se dispersent rapidement dans les hyphes ascogènes.

Ici, nous sommes arrêté par une première difficulté : nous venons de constater plus haut que, pendant une *période assez longue du développement, les noyaux de l'oogone sont disposés en couche pariétale* : la proportion des

oogones qui sont à cet état dans certaines de nos préparations varie de 1/4 à 4/5 environ. On ne saurait parler d'exception, de cas tératologique, puisque nous assistons ensuite à une répartition progressive de ces noyaux dans tout le cytoplasme et à leur exode dans les filaments ascogènes : dans nos cultures, la production des périthèces avait lieu très régulièrement.

Comment se fait-il qu'Harper n'ait pas remarqué ce stade important entre tous par sa netteté et sa durée ?

Nous n'en voyons qu'une raison qui, en même temps rend compte des phénomènes d'agrégation signalés par Harper au centre de l'oogone.

Si l'on immerge dans l'eau des rosettes de *Pyronema*, les oogones ne tardent pas à différencier leur contenu en une couche externe homogène réfringente d'abord, incolore et aqueuse par la suite, tandis que le centre de l'oogone est occupé par une masse sombre granuleuse ; l'aspect est sensiblement celui qui a été figuré par Harper ; mais ce sont là des phénomènes qui entraînent la mort de l'organe, ainsi qu'il est facile de s'en assurer en continuant l'observation un certain temps. D'une manière générale, l'immersion dans l'eau du champignon apporte des troubles dans la structure normale : c'est ainsi que certains de nos échantillons ont été placés, à titre d'essai, dans l'eau avant la fixation : ils montraient des différences sensibles avec ceux qui avaient été fixés directement ; le cytoplasme était plus granuleux, et la dispersion des noyaux dans l'oogone n'offrait plus la même régularité.

L'action directe de l'eau, agissant par osmose, a pour effet de hâter la distribution des noyaux pariétaux de l'oogone dans tout le cytoplasme avant leur sortie dans les filaments ascogènes : *prolongée un certain temps, elle produit des accumulations irrégulières du genre de celles qui ont trompé Harper ;* mais avec les conditions ordinaires

de végétation, la répartition des noyaux à travers le cytoplasme est régulière et progressive.

Dans un cas comme dans l'autre, les noyaux de l'oogone restent parfaitement visibles et nettement indépendants ; la cloison basilaire du trichogyne n'est nullement absente ; elle occupe sa place ordinaire au fond de l'entonnoir ; les noyaux de l'anthéridie ne pénètrent pas dans l'oogone ; ils ont disparu dès le stade précédent qui n'a même pas été signalé par Harper, bien qu'il soit le plus long et le plus caractéristique.

Il n'est pas inutile d'ajouter, en terminant cet essai critique, que si nous avons employé les expressions d'anthéridies et d'oogones, c'est pour la commodité de la rédaction ; nous nous sommes expliqué suffisamment, dans l'article précédent, sur l'origine de ces organes, sur leurs transformations et leur rôle actuel : il vaudrait mieux sans doute reprendre les expressions de paracystes et de macrocystes usitées par les anciens auteurs. Si le renflement conidifère d'un *OEdocephalum*, si une baside ne peuvent plus être considérés comme sporanges, le macrocyste du *Pyronema* n'est pas davantage un gamétange.

Nous aurions sans doute le droit, après nos recherches concordantes sur les Erysiphées, sur le *Monascus*, le *Pyronema*, de dire et de répéter que le professeur Harper a tort de persister dans sa manière de voir, qu'il rend un mauvais service à ceux qui le suivent et qu'il retarde ainsi l'adoption d'une théorie de la reproduction sexuelle des Champignons en accord avec les lois générales de la sexualité et de l'évolution.

Nous préférons garder l'espoir que notre savant contradicteur reviendra de lui-même et prochainement sur ses affirmations, et nous l'en remercions d'avance très sincèrement et très cordialement.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DU PÉRITHÈCE

CHEZ LES ASCOMYCÈTES

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DU PÉRITHÈCE

CHEZ LES ASCOMYCÈTES

Par P.-A. DANGEARD

INTRODUCTION

Nous avons donné à l'historique qui précède ce Mémoire une importance inusitée ; il nous a paru, en effet, que le moment était venu d'établir avec impartialité le rôle des nombreux mycologues qui se sont occupés, depuis un siècle, de rechercher les phénomènes de sexualité chez les Champignons supérieurs.

Parmi ceux qui ont pris part à ce travail, digne des anciens, si l'on envisage sa durée et les difficultés de tout genre qu'il présentait, un grand nombre, comme Bulliard, Tulasne, de Bary, ne sont plus là ; d'autres se sont retirés sous leur tente ; chez quelques-uns subsiste encore l'ardeur des luttes anciennes ; beaucoup sont sur la brèche et n'abandonnent que lentement et progressivement leurs positions.

Rien ne donne, en effet, si nettement l'image d'une guerre que les diverses péripéties qui se déroulent sous les yeux du spectateur ; il s'agit d'un agrandissement de territoire, celui de la science, d'une conquête qui sera la

découverte tant souhaitée ; nous y trouvons les mêmes alternatives de succès et de revers, le même acharnement dans la bataille : des trêves forcées sont suivies de surprises ; les blessures sont graves, difficiles à panser, car elles intéressent l'amour-propre ; chaque adversaire s'attribue l'avantage et crie bien haut sa victoire ; celle-ci bien souvent n'a pas de lendemain. Au lieu de s'unir pour le triomphe de la vérité, on use malheureusement ses forces en tactiques savantes qui n'ont d'autre résultat que de disperser les efforts et de retarder les solutions inéluctables.

Nous avons pris une part active aux nombreux engagements qui ont signalé la troisième période : là, nous racontons des souvenirs personnels ; on s'étonnerait à bon droit d'y trouver le même caractère de sérénité que dans les impressions qui se rapportent à la première et à la seconde période ; tels qu'ils sont, ils constituent un document vécu, et c'est peut-être ce qui en fera le véritable intérêt.

Le Mémoire lui-même est divisé en trois parties : dans la première, nous étudions les « ancêtres des Ascomycètes » ; dans la seconde, nous passons en revue « le développement du périthèce chez un grand nombre de genres et d'espèces d'Ascomycètes » ; cette partie est de beaucoup la plus importante. Enfin, dans la troisième partie, nous donnons des « Considérations générales qui ont pour objet de grouper les résultats et de mieux faire ressortir les principales conséquences de notre étude.

L'étendue du Mémoire, le grand nombre de planches qu'il renferme, retarderont de quelques mois sa publication complète, qui aura lieu en plusieurs fascicules distincts : le dernier terminera la neuvième série du *Botaniste.*

HISTORIQUE

La recherche de la sexualité chez les Champignons supérieurs préoccupe depuis longtemps les mycologues et tous les amis de la science.

Tandis que la plupart des organismes supérieurs et inférieurs livraient successivement les secrets les plus intimes du gynécée aux investigations heureuses de savants tels qu'Amici, Pringsheim, Thuret et Bornet, Cohn, Van Beneden, Hertwig, Boveri, Maupas, de Bary, Nawaschin, Guignard, le groupe des Champignons supérieurs résistait comme une forteresse inexpugnable aux efforts répétés de plusieurs centaines d'observateurs.

L'histoire de cette lutte contre la nature qui se refuse à dévoiler ses mystères, est instructive à plus d'un titre ; afin d'en mieux faire saisir les différentes phases, nous distinguerons trois périodes.

I

L'existence d'une sexualité chez les Champignons supérieurs est déjà soutenue au XVIIIe siècle, mais avec des arguments notoirement insuffisants.

C'est ainsi que Micheli considérait déjà à cette époque comme « fleurs apétales, nues, solitaires ou associées, formées d'un seul filament », les ampoules, désignées plus

tard sous le nom de cystides qui se rencontrent en particulier dans l'hyménium des Coprins (1).

Hedwig rencontrant des spores tombées du chapeau sur l'anneau et les écailles du pédicelle, est trompé par cette apparence et il considère ces derniers organes comme le support des organes mâles (2).

Jussieu, après avoir signalé les divergences de vue entre Micheli et Hedwig, n'hésite pas cependant à admettre l'existence d'une sexualité chez les Champignons : *Tenuitas partium in prima evolutione non finit nodum plane solvere, sed observata phænomena sexuum actionem et analogiam cum cæteris plantis confirmant* (3).

Parmi les opinions diverses qui vont se donner libre carrière dans cette première période, nous ne retiendrons que les plus importantes. On ne conteste guère le principe d'une sexualité ; mais on s'entend moins quand il s'agit d'en préciser la nature et le lieu d'élection ; les efforts des chercheurs se portent tout d'abord de préférence du côté des organes de fructification : *basides* et *cystides*, *asques* et *paraphyses*.

Bulliard écrivait en 1791 (4) : « Dans les Champignons, comme dans les autres végétaux, les rudiments des semences, les germes proprement dits, existent dans le lieu où ils doivent être fécondés ; ils n'y jouissent que d'une vie temporaire, puisque, s'il ne peut y avoir fécondation, ils périssent... A une certaine époque, ils sont pénétrés d'un fluide tel que celui que renferment les grains de pollen. » Bulliard précise d'autre part l'origine de ce fluide (5) : « Tous les Champignons, dit-il, qui ont leurs graines situées à leur surface, Agarici, Boleti, etc., ont,

(1) Micheli : *Nov. Pl. Gen.*, 1729.
(2) Hedwig : *Theor. gener. et fruct. plant. Crypt.* Ed. 2.
(3) Jussieu : *Genera Plantarum*, p. 5.
(4) Bulliard : *Histoire des Champ. de la France*, 1791, p. 12 et 36-37.
(5) Bulliard : *Loc. cit.*, p. 39, 50.

dans le voisinage de leurs graines, de petites vessies dans lesquelles est renfermé leur fluide spermatique ; à une certaine époque, ces vésicules fécondatrices se crèvent et répandent ce fluide sur les graines. »

Cette théorie est fort ingénieuse ; aussi ne doit-on pas être surpris de voir beaucoup de mycologues considérer par la suite les ampoules de l'hyménium, baptisées par Léveillé du nom de cystides, comme des organes mâles ; ceux-ci sont désignés sous le nom d'*anthères*, *anthéridies* ou pollinides. Corda (1) les assimile aux organes du même nom chez les Mousses, les Algues, etc.

Une connaissance plus approfondie de l'organisation des cystides, due à Hoffmann et à de Bary, devait amener une réaction dans les idées (2).

Les partisans de la nature mâle des cystides admettaient, à la suite de Bulliard, que ces organes déversent leur contenu à l'extérieur pour la fécondation des graines : l'action fécondatrice du liquide aurait eu pour effet de restituer à ces graines leur pouvoir germinatif ou simplement de l'augmenter.

De Bary fait observer que les cystides ne s'ouvrent pas au dehors : si leur surface est humide ou porte parfois des gouttelettes, c'est une propriété commune à toutes les cellules mycéliennes gorgées de sucs ; selon ce savant, les cystides doivent être rangées vraisemblablement dans la catégorie des poils (3).

Chez les Ascomycètes, les spores sont formées à l'intérieur d'un sac qui est l'asque ; elles sont baignées de toutes parts par un liquide auquel Bulliard attribue le rôle d'agent fécondateur.

Tulasne, parlant de la naissance des spores chez la truffe,

(1) Corda : *Icon. Fung.*, III, p. 44.

(2) De Bary : *Morphologie und Physiol. der Pilze*, Leipzig, 1866, p. 170.

(3) De Bary : *Loc. cit.*, p. 171.

s'exprime ainsi : « Les endospores, dès leur apparition, nagent dans un liquide fécondant (*humore fœcundo*) au sein duquel elles arrivent à leur état de perfection, bien qu'il n'existe jamais cependant la moindre adhésion entre elles et l'utricule mère (1).

L'année suivante, Tulasne n'attribue au même liquide qu'un rôle nutritif ; il est probable, dit-il, qu'il ne sert réellement qu'à l'alimentation des spores ; mais il s'empresse d'ajouter : « Quoiqu'il en soit de l'opinion de Bulliard, il ne conviendrait pas que *les observateurs fussent détournés de la voie des investigations qui tendraient à obtenir la preuve que les spores des truffes sont vraiment soumises à une fécondation quelconque*, car c'est à regret que nous avouons ne pouvoir rien mettre à la place de son hypothèse (2). »

Tulasne ne pouvait prévoir les phénomènes de karyogamie qui précèdent la formation des spores ; mais il avait une sorte de pressentiment que la fécondation devait se produire à ce stade du développement.

En 1869, Bonnet croit encore à une fécondation s'opérant dans l'asque : « Les spores endothèques, dit-il, atteignent dans la cellule mère leur état de perfection ; or cette cellule étant dépourvue d'ouverture, il y a tout lieu de croire qu'elles sont fécondées par le liquide, au milieu duquel elles sont suspendues, puisqu'elles en sortent pourvues de la faculté de germer (3). »

Corda croyait avoir rencontré, entre les paraphyses des Champignons thécasporés, de grandes cellules assez semblables aux asques, remplies d'un liquide granuleux et qui plus tard se vident : il les comparait aux pollinides des Hyménomycètes et leur attribuait un rôle identique ; il s'agissait tout simplement d'asques jeunes.

(1) Tulasne : *Selecta Fungorum*, t. I, p. 27, 1861.
(2) Tulasne : *Fungi hypogæi*, p. 54, 1862.
(3) Bonnet : *La Truffe*, Paris, 1869, p. 27.

De son côté, Hofmeister attribuait au *Tuber æstivum* une reproduction sexuelle analogue à celle des Saprolégniées ; des filaments ténus, jouant le rôle d'anthéridies, s'appliqueraient sur les asques pour les féconder (1) : ceux-ci seraient donc de véritables oogones ; les observations ultérieures n'ont pas confirmé cette manière de voir.

Les travaux de Tulasne ont un tout autre caractère scientifique, et s'ils n'ont pas abouti au résultat cherché, ils ont eu, du moins, des conséquences de la plus haute importance qui ont contribué à immortaliser le nom du célèbre mycologue français.

Tulasne étudie d'abord chez les Lichens ces conceptales punctiformes qui avant lui étaient considérés tantôt comme des Champignons de l'ordre des Pyrénomycètes, tantôt comme des fructifications anormales (2) ; il les désigne sous le nom de spermogonies ; les corpuscules ténus produits par ces organes sont des spermaties. Tout en reconnaissant le peu d'analogie des spermogonies, quant à la structure, avec les anthéridies des Algues ou des Muscinées, Tulasne envisage avec faveur l'opinion d'Itzigsohn, qui voit dans ces conceptables les organes du sexe masculin chez les Lichens, et il cherche immédiatement à appliquer cette théorie aux Champignons.

La grande ressemblance des spermogonies des Lichens avec les Pyrénomycètes du genre *Septoria* porte ce savant à soupçonner que ces petits Champignons ne sont pas, comme on le croit généralement, des productions autonomes, mais un simple appareil reproducteur d'une espèce fongine déterminée : Tulasne est ainsi amené à proposer une classification des organes reproducteurs chez les Champignons : il conserve le nom de spores aux

(1) Hofmeister : *Jahrb. f. wiss. Bot.*, II, p. 378.
(2) Tulasne : *Notes sur l'appareil reproducteur dans les Lichens et les Champignons* (Ann. sc. nat., 3e série, Bot., t. XV, 1851).

éléments les plus parfaits, ceux qui sont engendrés dans des thèques ; il appelle *stylospores* ceux qui naissent nus, c'est-à-dire de cellules linéaires stipitiformes analogues aux basides des Agaricinées : les séminules plus ténues, dont la germination est également acrogène, reçoivent le nom de *spermaties*. « Sans vouloir en aucune façon préjuger la nature et le rôle des spermaties, dit Tulasne, on ne peut s'empêcher de remarquer qu'elles précèdent les spores endothèques, de la même manière que les anthéridies des Fougères ou des *Equisetum* devancent la naissance des capsules séminifères de ces végétaux (1). »

L'année suivante, Tulasne cherche à justifier par de nombreux exemples son opinion au sujet des Lichens (2). La recherche de la sexualité des Champignons l'ayant conduit à découvrir les diverses sortes d'éléments reproducteurs qui propagent une même espèce, il étudie avec ardeur les divers appareils de fructification dans un grand nombre de genres (3).

Jusqu'ici Tulasne, n'avait reconnu l'existence de spermaties que chez les Discomycètes et les Hypoxylées : une étude des Trémellinées lui montre que les Hyménomycètes ne sont point non plus privées de ces organes (4).

Meyen, à propos des *Æcidiolum* des Urédinées, avait émis l'hypothèse qu'elles représentaient peut-être l'appareil du sexe masculin chez ces plantes ; mais la plupart des auteurs, avec Bonorden, considéraient ces organes comme indépendants de l'*Æcidium* qu'ils accompagnent. Tulasne, qui, dès le mois de mars 1851, rangeait les Urédinées au nombre des Champignons pourvus de spermo-

(1) Tulasne : *Loc. cit.*, p. 380.

(2) Tulasne : *Mémoire pour servir à l'histoire organogr. et physiol. des Lichens* (Ann. sc. nat. Bot., t. XVIII, p. 5 et 153).

(3) Tulasne : *Nouvelles recherches sur l'appareil reproducteur des Champignons* (Ann. sc. natur., Bot., t. XX, 1853, p. 129).

(4) Tulasne : *Observations sur l'organisation des Trémellinées* (Ann des sc. nat., Bot., t. XIX, 1853).

gonies, indique, en 1854, dans un nouveau mémoire, les rapports si complexes des organes reproducteurs chez les Urédinées et les Ustilaginées (1).

Ces remarquables travaux avaient ouvert à Tulasne les portes de l'Institut ; mais ce savant n'avait pas obtenu de résultats décisifs en ce qui concerne la sexualité des Champignons, ainsi qu'il le reconnaît lui-même. « La plupart des spermaties, celles du moins qui sont très ténues ou finement linéaires, et qui sont par conséquent le mieux caractérisées, ne germent point ; par là, nous avons été conduit, écrit Tulasne en 1856, à leur supposer un rôle physiologique analogue à celui qu'ont les anthérozoïdes dans les autres végétaux cellulaires ; mais nous avouons que cette analogie est incertaine et n'a pas encore été suffisamment démontrée (2). »

Dix ans plus tard, l'illustre mycologue de Bary, discutant cette manière de voir au sujet de la sexualité des spermaties, la considère comme fort douteuse; sans doute, la formation des spermogonies précède celle des spores, mais on ne connait aucun appareil femelle susceptible d'être fécondé par les spermaties : des écides d'*Endophyllum Sempervivi* ont pu en culture développer normalement leurs spores, en l'absence de toute trace de spermaties. D'ailleurs, si ces derniers éléments ne germent point, c'est peut-être uniquement parce qu'on n'a pas su jusqu'ici trouver une méthode favorable (3).

Dans le désir où l'on est de découvrir la sexualité des Champignons, on s'arrête complaisamment à toutes les hypothèses.

Nous voyons de Bary décrire, à la suite des phéno-

(1) Tulasne : *Second mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées* (Ann. sc. nat., Bot., 4e série, t. II, p. 77).

(2) Tulasne : *Note sur l'appareil reproducteur multiple des Hypoxylées ou Pyrénomycètes* (Ann. sc. nat., Bot., t. V., 1856).

(3) De Bary : *Loc. cit.*, p. 168.

mènes de conjugaison présentés par les Mucorinées, les anastomoses qui se produisent entre les sporidies primaires du *Tilletia*, celles de l'*Ustilago receptaculorum* et les spores du *Protomyces macrosporus;* il est vrai que ce savant a soin d'ajouter : « In wieweit sich die drei letztbeschriebenen falle den Copulationserscheinungen der Conjugaten, Mucorinen und mit diesen den sexuellen Zeugungen anschliessen, muss vorlaufig dahingestellt bleiben (1). »

L'idée d'attribuer un caractère sexuel à ces anastomoses d'ordre végétatif aura des partisans jusque dans ces dernières années.

Renonçant aux hypothèses précédentes, quelques auteurs eurent l'idée de rechercher les phénomènes reproducteurs *à la naissance même des appareils de fructification.*

C'est ainsi qu'en 1860, Karsten, selon de Bary (*loc. cit.*, p. 72), avait déjà envisagé à ce point de vue les premiers développements du chapeau dans l'*Agaricus campestris;* le même botaniste annonçait, en 1866, dans son *Journal de Botanique*, paru à Berlin, avoir observé, sur le mycélium de la Volvaire orangée (*Amanitopsis vaginata*), un organe femelle accouplé à des cellules cylindriques mâles (2) : le résultat de cette fécondation devait être la production du fruit ou jeune champignon.

L'année précédente, Œrsted avait signalé quelque chose d'analogue sur le mycélium de l'*Agaricus variabilis* (3) ; dans cette espèce, l'auteur avait découvert une cellule réniforme qui se développait sur le mycélium comme un rameau ; cette cellule-œuf, riche en protoplasma, était entourée par deux organes filiformes mâles, nés à sa base et à côté d'elle.

(1) De Bary : *Loc. cit.*, p. 162.

(2) Karsten : *Zur Befrucht. der Pilze* (*Bot. Unters.*, I, 1867, p. 160-169, Pl. IX, fig. 7-12).

(3) Œrsted : *Actes de la Société royale danoise des sciences*, 1865.

Si ces vues s'étaient trouvées justifiées et si elles avait pu être généralisées, l'appareil reproducteur des Hyménomycètes *aurait été tout entier le résultat d'une fécondation.*

De Bary s'efforçait d'arriver à une conclusion de ce genre chez les Ascomycètes.

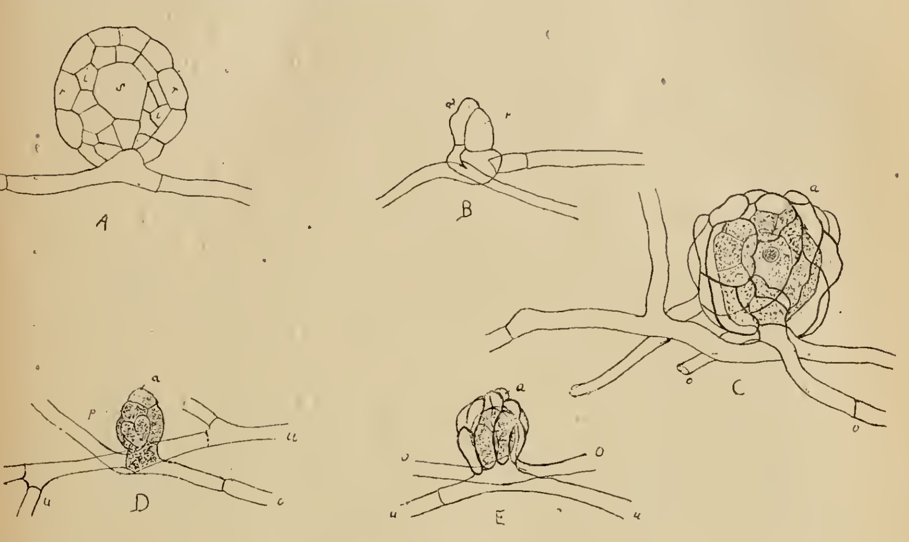


Fig. 1. — D'après de Bary.

En 1863, il décrit avec soin, en leur attribuant un caractère sexuel, les premiers stades du développement chez l'*Erysiphe Cichoracearum.*

Le mycélium de l'*Erysiphe Cichoracearum* consiste, comme celui des autres espèces du genre, en filaments ramifiés qui se croisent et s'entre-croisent à la surface de la plante hospitalière ; au point de contact de deux filaments se produit le début d'un périthèce ; les deux filaments se renflent quelque peu et chacun émet un rameau perpendiculaire à lui-même ; le rameau du filament infé-

(1) A. de Bary : *Morphologie und physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten*, 1866, p. 162.

rieur prend une forme ovale et un diamètre double de celui du mycélium dont il se sépare à la base par une cloison : c'est la cellule-œuf *p* (fig. 1) ; l'autre, qui s'applique intimement sur le premier, arrête sa croissance au sommet de la cellule-œuf et se sépare également du filament qui lui a donné naissance; puis, une seconde cloison, voisine du sommet, détermine la formation d'une petite cellule terminale qui est l'anthéridie *a* (fig. 1). Après la formation de l'anthéridie, des changements se produisent autour de la cellule-œuf et dans cette cellule elle-même ; de nouveaux rameaux, au nombre de huit à neuf, se forment sur les filaments à la base de la cellule-œuf ; ils l'entourent étroitement jusqu'à son sommet où ils se rejoignent; chacun de ces filaments recouvrants se divise par des cloisons en deux ou trois cellules, et la paroi du périthèce se trouve ainsi constituée avec une assise unique. La cellule-œuf se divise alors en deux parties, dont une cellule centrale plus grosse qui deviendra l'asque et une cellule basilaire qui reste petite et stérile ; elles sont entourées directement par une assise le plus souvent unique de cellules formant la paroi interne du périthèce et provenant de la première. Les changements qui se produisent par la suite consistent en une augmentation de volume du périthèce tout entier, dû à l'accroissement en diamètre des cellules qui le constituent ; des poils se montrent sur la paroi externe qui prend une couleur brune : finalement des spores se produisent à l'intérieur de l'asque. L'anthéridie reste longtemps reconnaissable, sans éprouver de modification appréciable ; elle devient indistincte, lorsque la paroi externe du périthèce se colore en brun.

A. de Bary admettait à ce moment que la fécondation pouvait s'opérer par le *simple contact* de deux éléments de sexe différent : ces éléments étaient ici la cellule-œuf ou oogone et l'anthéridie, ainsi appelés par analogie

avec les organes sexuels bien caractérisés découverts par Pringsheim chez les Algues et chez les Saprolégniées.

Pringsheim avait en effet, dès l'année 1855, émis, dans un premier mémoire sur la fécondation des Algues, l'hypothèse que les spores immobiles des *Saprolegnia* pouvaient être des œufs fécondés, et il considérait les ramifications qui entourent l'oogone comme des anthéridies (1); dans un second mémoire très important (2), ce savant apporte des faits nombreux, probants, à l'appui de ses idées sur la reproduction sexuelle des *Saprolegnia* : il signale également, chez le *Pythium monospermum*, l'existence d'anthéridies venant s'appliquer sur l'oogone et y déversant leur contenu par un petit appendice.

A. de Bary ne tardait pas à attribuer le même rôle sexuel aux organes analogues qui avaient été découverts par Tulasne chez les *Peronospora* (3), et que celui-ci avait désigné du nom de fruits endothèques ; il donne d'excellentes figures de l'anthéridie et de l'oogone non seulement dans les *Peronospora*, mais aussi dans les *Cystopus*; aussi est-on quelque peu surpris de la conclusion à laquelle il arrive : « Il est remarquable que, chez ces Champignons, le tube poussé par l'anthéridie opère la fécondation par le seul contact. Jamais son extrémité ne s'ouvre, jamais on n'y trouve des anthérozoïdes ; tout au contraire, l'anthéridie conserve, jusqu'à la maturation de l'oospore, l'aspect qu'elle présentait au moment de la fécondation (4).

(1) N. Pringsheim : *Monatsberitche der K. Academie d. Wissench.* zu Berlin, mars 1855.

(2) N. Pringsheim : *Beitr. zur Morphologie und Systematik der Algen* (Jahrb. f. wiss. Botanik, I, 1858, et Ann. sc. natur. Bot., 4e série, t. XI, 1859).

(3) Tulasne : *Notes sur les Champignons entophytes*, tels que celui de la pomme de terre (Comptes rendus de l'Acad. d. sc., t. XXXVIII, juin 1854).

(4) A. de Bary : *Recherches sur le développement de quelques Champignons parasites* (Ann. sc. nat., Bot., 4e série, t. XX, 1863, p. 17).

Pringsheim croyait, à tort du reste, que le contenu de l'anthéridie passait dans l'oogone sous forme d'anthérozoïdes ; A. de Bary, qui n'avait point réussi à voir de corpuscules mobiles dans l'anthéridie, en était arrivé à admettre la fécondation par simple contact.

Le développement du périthèce des Erysiphe était bien propre, il faut le reconnaître, à donner l'illusion d'une reproduction sexuelle, surtout à une époque où les conditions de la fécondation étaient encore mal connues.

De Bary songe bien à généraliser sa découverte, mais il avoue être dans l'impossibilité d'en fournir aucune preuve : « Nach den Erscheinungen bei Erysiphe liegt die Vermuthung nahe, dass auch bei anderen Ascomyceten entweder das einzelne Perithecium, oder das meherere Perithecien tragende stroma, oder die entsprechenden Organe der Discomyceten, Tuberaceen, etc. Producte einer geschlechtichen Zeugung sind. Beweise hierfur konnten jedoch bisher nicht gefunden werden (1). »

A la fin de cette première période, vers 1866, les mycologues ont à peu près épuisé toutes les hypothèses possibles sur la fécondation des Champignons supérieurs, sans qu'aucune d'elles ait réussi à s'appuyer d'une observation positive.

De Bary lui-même, après avoir étudié l'*Erysiphe*, se montre fort perplexe quand il s'agit des *Eurotium* ou des *Pyronema*. Ce savant avait découvert, en 1854, le filament enroulé en spirale qui donne naissance au périthèce des *Eurotium ;* mais, n'ayant pu suivre complètement tous les stades ultérieurs, il hésite à se prononcer : « Das ein hierher gehörender Vorgang (Befruchtung, Copulation) dabei stattfindet, ist jedoch nicht unwahrscheinlich (2). »

L'illustre mycologue avait également signalé la présence de rosettes précédant la formation de l'appareil re-

(1) De Bary : *Morph. und Phys., loc. cit.*, p. 164.
(2) De Bary : *Loc. cit.*, p. 163.

producteur dans le *Pyronema confluens ;* ces rosettes se montraient composées d'un certain nombre de rameaux unis par couple. N'ayant remarqué aucun changement dans ces couples, en dehors d'une augmentation de volume, il laisse indécise la question de fécondation : « Ob und wie sie einer Befruchtung dienen, ist eine durchaus unentschiedene Frage (1). »

En résumé, à la fin de cette période, dans laquelle les travaux de Tulasne tiennent une place prépondérante, on n'a pas réussi à sortir du domaine de l'hypothèse ; les diverses tentatives qui ont eu pour objet la recherche de la sexualité chez les Champignons supérieurs ont toutes échoué ; mais elles ont fourni une foule de notions nouvelles sur la morphologie et l'anatomie des organes, sur le développement des espèces et leurs affinités.

Les diverses théories qui tendaient à placer l'acte sexuel à la formation des spores sur la baside et dans l'asque tombaient en défaveur, à cause de l'impossibilité où elles étaient d'alléguer la moindre trace de copulation où de fécondation. On ne peut toutefois s'y tromper : les mycologues d'alors, parmi les plus illustres, avaient montré une préférence marquée pour les idées de Bulliard. Celui-ci avait fait preuve d'une sorte de divination qui n'est pas rare dans l'histoire des sciences, lorsqu'il écrivait que, dans les Champignons, comme dans les autres végétaux, les rudiments des semences, les germes proprement dits, existent dans le lieu où ils doivent être fécondés.

Si quelqu'un avait pu soupçonner à ce moment que la formation des spores est toujours précédée dans l'asque et dans la baside d'un phénomène qui caractérise essentiellement la fécondation des animaux et des végétaux, c'est-à-dire d'une fusion entre éléments nucléaires de

(1) De Bary : *Loc. cit.*, p. 164.

parenté éloignée, ses idées auraient, n'en doutons pas, été acceptées avec enthousiasme, et personne ne lui aurait marchandé son approbation et ses encouragements.

Un siècle après Bulliard, cette découverte restera longtemps incomprise et discutée.

Cette anomalie peut paraître étrange : elle tient à une foule de causes qu'il est inutile d'énumérer ; il suffit d'indiquer la principale, sans laquelle les autres eussent été impuissantes : elle consiste dans l'état des esprits au moment où la sexualité des Champignons supérieurs se trouve établie. Il nous suffira, pour le comprendre, de suivre attentivement les diverses phases de la seconde période de cet historique ; elle s'ouvre sur un début plein de promesses et se termine, après des fortunes diverses, sur un échec retentissant.

II

Dans cette seconde période, de Bary, aidé par ses élèves, soutenu par toute une école qui s'est engagée résolument à sa suite, essaie de démontrer l'existence d'une sexualité chez les Ascomycètes en généralisant les résultats obtenus avec l'*Erysiphe Cichoracearum*.

Dès le début, nous avons à signaler un mémoire de Woronin sur le développement de l'*Ascobolus pulcherrimus* (1).

Ce savant nous fait connaître l'organe vermiforme des *Ascobolus* dont l'existence avait déjà été entrevue par Cœmans dans son *Spicilège mycologique ;* après en avoir donné une bonne description, appuyée par d'excellentes figures, il le compare à l'oogone des *Erysiphe* et le con-

(1) Woronin : *Zur Entw. des Ascobolus pulcherrimus und einiger Pezizen.* (Beitr zur Morph. und Phys. der Pilze, II, 1866).

sidère comme un organe femelle : les filaments recouvrants auraient la valeur d'anthéridies. L'auteur envisage une seconde hypothèse qui consisterait à assimiler l'ensemble des filaments recouvrants aux cellules qui cortiquent l'œuf des *Coleochaete* ou celui des *Chara* : il faudrait alors, dans ce cas, chercher ailleurs les organes mâles. Quoi qu'il en soit, Woronin admet difficilement que ce premier développement du fruit des Ascoboles puisse être rangé dans la catégorie des phénomènes purement végétatifs.

Nous avons vu précédemment que de Bary s'était montré fort perplexe au sujet du rôle des rosettes dans le développement du périthèce, chez le *Pyronema confluens*. Tulasne reprend cette étude et il établit l'existence d'une anastomose entre l'extrémité du tube porté par le macrocyste et le sommet du paracyste ; à l'endroit de l'union, on observe une perforation circulaire, définie par un bourrelet à peine sensible ou au contraire très prononcé ; c'est le premier exemple d'une communication directe entre organes prétendus sexuels. Tulasne renonce à interpréter ce phénomène de copulation ; il constate seulement que les cellules conjuguées, la plus grosse surtout, se flétrissent et se vident pendant que se développe le périthèce (1).

L'année suivante, Fuisting (2), étudiant le développement des *Stictosphaeria*, *Diatrype*, *Eutypa*, *Quaternaria* et les Xylariées, retrouve à l'origine du périthèce un organe analogue à celui des *Ascobolus* : il le désigne sous le nom d'« hyphe de Woronin », sans se prononcer sur sa nature exacte et son rôle.

(1) Tulasne : *Note sur les phénomènes de copulations que présentent quelques Champignons* (Ann. des sc. nat., série V, t. VI, 1866, p. 217-218).

(2) Fuisting : *Zur Entwick. der Pyrenomyceten* (Bot. Zeit., 1867, p. 177 et 305).

Sachs, dans son *Traité de Botanique*, trouve une grande ressemblance entre les phénomènes décrits par Woronin chez les *Ascobolus* et la fécondation des Floridées (1) qui venait d'être découverte par deux savants français, Thuret et Bornet.

Dans un second mémoire, Woronin étudie le *Sphaeria Lemaneae* et les *Sordaria* (2). Le périthèce du *Sphaeria* a pour origine un filament mycélien qui se renfle en sphère à son extrémité ; cette sphère s'isole par une cloison : elle est remplie d'un protoplasme incolore et finement granuleux avec une grande vacuole centrale ; sur cette sphère, viennent s'appliquer des filaments partant du même mycélium. Les choses se passent d'une manière identique dans le *Sordaria fimiseda*, où on peut observer la cellule renflée en sphère et ses filaments recouvrants six ou sept jours après le semis des spores. A la suite de ces diverses recherches, Woronin devient plus affirmatif au sujet de la sexualité des Ascomycètes, et il donne son opinion en ces termes : « Hier geht, meiner Meinung nach, wie ich schon oben sagte, ein Befruchtungact vor sich, welcher viel Aehnlichkeit und Analogie mit der Befruchtung der Florideen hat und sich mit der Zeit, bei weiterer sorgfaltiger Untersuchung, als eine allen Ascomyceten zu kommende Erscheinung bestätigen wird (3). »

L'existence d'une sexualité chez les Ascomycètes commence donc à être envisagée sérieusement.

De Bary s'était appuyé sur une réelle analogie entre les rameaux copulateurs du *Sphaerotheca Castagnei* et les organes sexuels des Péronosporées désignés sous le nom d'oogones et d'anthéridies. D'un autre côté, Sachs

(1) Sachs : *Lehrbuch der Botanik*, 1868, p. 239.

(2) Woronin : *Sphaeria Lemaneae*, *Sordaria coprophila*, *fimiseda*, *Arthrobotrys oligospora* (Beitr. zur Morph. und Physiol., III, Frankfurt a. M., 1870).

(3) Woronin : *Loc. cit.*, p. 20.

et Woronin en arrivent à comparer les phénomènes reproducteurs des Ascomycètes avec ceux des Floridées. Mais à ce moment surgit une grosse difficulté. On savait déjà, en effet, que chez les *Pythium* le contenu de l'anthéridie se déversait dans l'oogone ; on connaissait également, grâce aux travaux de Thuret et Bornet, le mode de copulation chez les Floridées : des anthérozoïdes immobiles agissent sur l'oosphère par l'intermédiaire d'un long prolongement ou trichogyne. Or, rien de semblable n'était connu chez les Ascomycètes.

De Bary avec sa science consommée ne pouvait manquer d'être frappé des lacunes que présentait sa théorie : il va s'efforcer de découvrir l'acte fécondateur destiné à mettre hors de doute la nature des prétendus organes sexuels. Cette entreprise est fatalement condamnée à l'insuccès, car la sexualité des Ascomycètes se trouve à un autre stade du développement ; mais il est impossible de ne pas admirer la conscience absolue qui préside aux investigations de ce savant : si le but poursuivi est chimérique, les résultats obtenus aux cours de cette recherche seront des plus remarquables ; ils éclaireront d'un jour nouveau la production des asques à l'intérieur du périthèce.

Le mémoire dans lequel de Bary consigne ses observations fait suite à celui de Woronin (1) ; il est également daté de 1870 ; mais il présente une grande différence cependant au point de vue des idées générales. On peut affirmer sans témérité qu'avec le chapitre intitulé : « Remarques sur la sexualité des Ascomycètes », la théorie du savant allemand atteint son apogée.

Le développement de cette théorie s'appuie sur une étude minutieuse des *Eurotium* et des *Erysiphe*.

Dans l'*Eurotium*, l'extrémité d'un filament s'enroule en plusieurs spirales, ordinairement cinq ou six, qui se rap-

(1) De Bary : *Eurotium, Erysiphe Cicinnobolus nebst Bermerkungen uber die Geschlechtsorg. der Ascomyceten* (Beitr., III, 1870).

prochent les unes des autres en limitant un espace cylindrique ou conique ; pendant l'enroulement, le filament reste simple, mais il se divise par de minces cloisons en plusieurs articles ; c'est alors qu'une ou deux des cellules qui occupent la base de la spirale donnent naissance à des rameaux recouvrants, ordinairement au nombre de deux ; l'un des rameaux atteint le premier l'extrémité de la spirale sur laquelle il s'applique étroitement ; c'est alors que se produit l'acte fécondateur tant cherché : « Zuweilen gelingt es deutlich zu sehen dass die Verbindung beider alsbald eine noch innigere wird, indem zwischen den Enden beider eine *Copulation* eintrit, eine Verschmelzung der protoplasmafuhrenden Innenraume durch Verschwinden eines circumpscripten Membranstuckes. » On sent toutefois que de Bary n'est pas absolument certain de la réalité de cette copulation, car il a bien soin d'énumérer ensuite toutes les causes qui empêchent de la voir nettement.

Tandis que les rameaux recouvrants, y compris le rameau copulateur, se ramifient pour fournir l'enveloppe du périthèce et ses assises stériles, la spirale déroule ses tours : de nouvelles cloisons transversales se forment, si bien que chacun des articles est à peine plus long que large.

Ces articles bourgeonnent en nombreux rameaux qui se cloisonnent et se ramifient en pénétrant de tous côtés dans le tissu stérile du périthèce ; les asques sont constitués par les dernières ramifications.

Le rameau contourné en spirale, qui fournit ainsi les asques, après copulation reçoit le nom d'*ascogone* ou de *carpogone ;* il représente l'organe femelle. Le rameau copulateur est désigné sous le nom de *pollinode ;* c'est l'organe mâle.

En ce qui concerne le développement des Erysiphées,

(1) De Bary : *Loc. cit.*, p. 7.

de Bary confirme l'exactitude de ses premières recherches dans leurs traits essentiels ; mais il applique aux organes sexuels ou prétendus tels la nouvelle terminologie : la cellule œuf devient l'ascogone, et le rameau mâle, un pollinode. Après une étude minutieuse du *Sphaerotheca Castagnei*, de Bary avoue qu'il n'a pu déceler aucune communication entre l'ascogone et le pollinode : « Ihre Membran fand ich auch jetzt, wie schon früher angegeben und nachher von Tulasne bestatigt wurde, ringsum geschlossen, eine Durchbrechung derselben und communication der beider seitigen Innenraume konnte nie und nirgends bemerkt werden. » La même conclusion est appliquée aux *Erysiphe* : « Eine Verschmelzung, Copulation der beiderlei Organe konnte ich zu keiner Zeit nachweisen, so sehr ich auch danach suchte (1). »

Avant d'en arriver à cet aveu, si défavorable à sa théorie, on peut supposer que de Bary avait épuisé toutes les ressources de l'observation ; il donnait un bel exemple de probité scientifique.

Si l'existence d'une fécondation était loin d'être démontrée, un résultat remarquable était acquis : l'étude du périthèce avait permis de reconnaître *l'origine des asques aux dépens de l'ascogone dans les Eurotium et les Erysiphées*.

De Bary fait observer avec raison qu'on ne peut assimiler à des carpogones les organes vermiformes et les cellules vésiculeuses qui se rencontrent dans les *Ascobolus* et les Pézizes, tant qu'on ignorera leur rôle dans la formation des asques.

Deux points vont donc solliciter plus spécialement l'attention des partisans de la sexualité des Ascomycètes : *phénomènes de copulation* et *origine des asques*.

(1) De Bary : *Loc. cit.*, p. 31.
(2) De Bary : *Loc. cit.*, p. 37.

En 1871, paraît le très beau mémoire de Janczewski sur l'*Ascobolus furfuraceus* (1) ; ce savant complète sur plusieurs points les observations de Woronin. Le corps vermiforme ou ascogone est un gros rameau de mycélium qui se recourbe en arc et qui se cloisonne en un certain nombre de cellules riches en protoplasme : sa croissance terminale cesse. Une branche remplissant les fonctions de pollinode se détache du mycélium au niveau du corps vermiforme : elle se ramifie et ses branches vont s'appliquer étroitement sur l'extrémité libre du rameau femelle. Ce contact est suivi de la formation d'un grand nombre de ramifications qui partent des hyphes supportant les organes sexuels et du mycélium adjacent : il se forme ainsi une sorte de tubercule de pseudo-parenchyme renfermant le corps vermiforme : les branches anthéridiennes cessent à ce moment d'être visibles. Tandis que l'ascogone reste inclus dans la portion basilaire du tubercule, la formation des paraphyses se produit dans la portion apicale aux dépens d'une zone de petites cellules situées dans le tissu de l'enveloppe du tubercule. A ce moment une des cellules de l'ascogone se montre riche en protoplasme, alors que les autres épaississent leur paroi et s'appauvrissent : la cellule privilégiée, qui est ordinairement la troisième ou la quatrième de la série, donne alors naissance à des hyphes qui croissent dans la direction de la zone subhyméniale à paraphyses : ce sont ces hyphes ascogènes qui produisent les asques.

Si le progrès de nos connaissances sur la sexualité et les phénomènes de fécondation ne nous permettent plus d'accepter le rôle de pollinode attribué aux filaments recouvrants de l'ascogone, le mémoire de Janczewski n'en reste pas moins un des plus remarquables que nous ayons à citer dans cet historique ; avec des moyens d'investi-

(1) Janczewski : *Morph. d. Ascobus furfuraceus* (Bot. Zeit., 1871).

gation bien inférieurs à ceux que nous possédons actuellement, il a réussi à élucider l'origine des asques dans un des cas les plus difficiles du développement des Ascomycètes. Par contre, la question de la fécondation n'avait pas fait un seul pas. « Ob dort irgend wo eine Copulation stattfindet, konnte ich nicht bestimmen (1). »

Sachs, après avoir rappelé dans son *Traité de Botanique* le résultat important obtenu par Janczewski, en conclut qu'on doit s'attendre à voir établir bientôt pour le *Peziza confluens* une pareille relation entre les asques et l'appareil reproducteur femelle. Il insiste de nouveau sur l'analogie de ces phénomènes avec la fécondation et la formation du fruit chez les Floridées. La principale différence est que, dans les Floridées, les pollinodes sont remplacés par des cellules libres, qui se détachent de la plante et viennent se conjuguer avec l'appareil femelle. L'ascogone au contraire ressemble au trichophore dans tous les points essentiels, dans tous les points précisément où tous deux diffèrent des oogones des autres Algues et Champignons (2).

Cette même année, Gilkinet fournissait une bonne description de l'ascogone du *Sordaria fimicola* : il croit à une reproduction sexuelle dans ce genre, mais avoue n'avoir pas vu de copulation (3).

Chez les *Eurotium*, les *Erysiphe* et l'*Ascobolus*, le rôle d'ascogone est dévolu, comme nous venons de le voir, au rameau central, alors qu'on attribue la signification de pollinode ou de branches anthéridiennes aux filaments recouvrants.

Dans le *Gymnoascu Rseesii* ,dont Baranetzky nous fait

(1) Janczewski : *Loc. cit.*, p. 273.

(2) Sachs : *Traité de Botanique*, 3e édition. Traduction Van Tieghem, Paris, 1874, p. 362.

(3) Gilkinet : *Recherches sur les Pyrénomycètes* (Bull. Acad. Belge, 1874.)

connaître le développement, les rôles des deux organes se trouvent renversés (1). Deux rameaux sont en présence à l'origine du périthèce ; ils se développent au contact sur un même filament mycélien de chaque côté de la cloison qui sépare deux articles : l'un se renfle en une sphère qui présente à sa base une cloison : c'est la *cellule stérile :* le second rameau qui s'enroule autour de cette cellule constitue la cellule ascogène. Baranetzky constate qu'il n'a vu aucune communication directe entre les deux organes : « Eine wirkliche Copulation findet aber nie statt, indem beide Zellen immer volkommen geschlossen bleiben. » L'ascogone, lorsqu'il a atteint sa croissance définitive en longueur, se cloisonne en articles isodiamétriques : une ou deux de ces cellules se développent en branches courtes qui se ramifient abondamment et se cloisonnent : les derniers rameaux fournissent directement les asques ; ceux-ci renferment huit spores ; parfois cependant le nombre des spores est plus faible : il pourrait même descendre à l'unité dans quelques cas. Pendant que ces changements se produisent dans l'ascogone, de fines ramifications, qui sont nées de bonne heure à la base de la cellule stérile, s'allongent, s'entremêlent et arrivent à former une enveloppe plus ou moins lâche à l'appareil fructifère. Baranetzky, ayant remarqué que les deux rameaux copulateurs sont parfois exactement semblables, est disposé à rapprocher la sexualité des *Gymnoascus* de celle des *Mucorineae* et de celle des organismes inférieurs isogames ; mais il insiste sur ce fait *qu'il n'y a pas mélange des protoplasmes, mais seulement échange par diosmose au travers des membranes.*

On aurait ainsi rencontré chez les Ascomycètes une sexualité suivant le mode des Péronosporées, une autre

(1) Baranetzky : *Ent. d.* Gymnoascus Reesii (Bot. Zeit., 1872).
(2) Baranetzky : *Loc. cit.*, p. 147.

d'après le type des Floridées, et une troisième rappelant celle des Mucorinées.

L'accord semblait cependant sur le point de se faire au profit des idées soutenues avec tant de talent par de Bary ; les recherches de Gibelli et de Griffini sur le développement du périthèce chez le *Pleospora herbarum* viennent jeter une note discordante (1). Dans cette espèce, le périthèce est formé par la différenciation qui se produit dans un tubercule primordial composé d'un pseudoparenchyme homogène. Celui-ci se forme aux dépens d'une ou deux cellules mycéliennes adjacentes qui, sans montrer aucun arrangement fixe ou aucun changement dans leur contenu, se cloisonnent dans toutes les directions. Un faisceau de paraphyses naît dans la région basale du tubercule et à son intérieur, déplaçant et dissolvant le tissu environnant; plus tard, les asques apparaissent au milieu des paraphyses comme des branches de leurs cellules basilaires.

Ces observations vont servir de point de départ à un mouvement de réaction puissant qui finira non seulement par mettre en échec la théorie de la sexualité des Ascomycètes, mais qui réussira à obscurcir pour un temps l'importance des découvertes réalisées par de Bary et ses élèves.

Au moment où les adversaires de la sexualité des Champignons supérieurs vont multiplier leurs objections et leurs critiques, il est bon de savoir ce qui avait été fait du côté des Basidiomycètes dans cette première période si remplie par les travaux concernant les Ascomycètes.

L'Académie des sciences avait mis la question au concours pour 1874 ; un mémoire étendu fut présenté par Sicard ; nous ignorons ce qu'il contenait exactement,

(1) Gibelli et Griffini : *Sul polymorphismo della* Pleospora herbarum (Archiv. del Labor. di Bot. Crittog. in Pavia, I, 1873, p. 53).

mais nous savons par le rapport de Brongniart que l'auteur avait cherché à établir que des corpuscules, regardés par lui comme des anthérozoïdes, sortent de ces cystides et vont féconder les basides ; ce mémoire resté d'ailleurs inédit, avait le tort grave d'arriver en retard d'un siècle.

Rien n'était venu confirmer ou infirmer les observations de Karsten et d'Œrsted, lorsqu'en 1875 Max Rees publia un mémoire dans lequel étaient exposés et figurés les résultats de ses observations sur le *Coprinus stercorarius* (1). Sur le mycélium provenant de la germination d'une spore, l'auteur avait observé la formation de rameaux disposés perpendiculairement à ce mycélium et constitués par plusieurs articles ; ces derniers produisent à leur surface un grand nombre de cellules très petites en bâtonnets auxquelles l'auteur attribue le rôle d'organes fécondants ou spermaties. D'autres filaments portant des cellules renflées auraient joué le rôle d'organe femelle ou de carpogone ; une ou plusieurs spermaties, venant se fixer sur la cellule supérieure du carpogone, déterminent la cellule basilaire, par cette fécondation, à donner successivement naissance à de nombreux rameaux qui finalement constituent la masse du fruit.

La même année, en février 1875, Van Tieghem (2), ayant eu connaissance du travail de Max Rees, présente, de son côté, à l'Académie des sciences une note dans laquelle il expose le résultat de recherches entreprises sur les *Coprinus ephemeroides* et *radiatus* et qui avaient mis en évidence à ses yeux la réalité d'une fécondation semblable à celle qu'avait décrite le savant allemand.

Quelques mois s'étaient à peine écoulés, que Van Tieghem reconnut l'erreur commise par Max Rees et qu'il

(1) Rees : *Ueber den Befrucht. bei den Basidiomyceten* (Jahrb. f. wiss. Bot., X, 1875, p. 179-199).

(2) Van Tieghem : *Sur la fécondation des Basidiomycètes.* (Comptes rendus, LXXX, 1875, p. 373).

avait d'abord faite sienne (1) ; les prétendues spermaties germent dans un milieu nutritif : ces organes ne sont donc pas des corpuscules fécondateurs mâles, mais une espèce particulière de spores, éminemment altérables et éphémères, des conidies.

C'est alors que Van Tieghem se montre un adversaire résolu de la théorie de de Bary : il la combat dans une série de notes qui se succèdent rapidement depuis la fin de l'année 1875 jusqu'à l'année 1877.

On sait que de Bary et ses élèves s'efforçaient de mettre en évidence une communication directe entre l'ascogone et le pollinode, mais que dans la plupart des cas ils étaient obligés d'admettre une fécondation par simple contact ou par échange osmotique. Van Tieghem prend dès le début une position tout autre et assez difficilement explicable. Après avoir étudié le carpogone des *Chœtomium*, il s'exprime ainsi au sujet des anastomoses : « Plusieurs fois j'ai vu, dit-il, un rameau émané de la base du carpogone non encore enveloppé, s'anastomoser avec lui ; or, précisément, dans aucun de ces cas le carpogone n'a continué à se développer. Il semble donc que, lorsque, *en vertu d'une propriété générale possédée par toutes les cellules de la plante, le carpogone vient à se copuler avec un rameau voisin, il se trouve par cela même stérilisé, ramené à l'état végétatif, et que l'une des fonctions du tégument est précisément de le protéger contre de tels accidents* (2). » Ainsi l'anastomose du pollinode tant cherchée, loin de remplir l'acte fécondateur, n'aurait eu d'autre effet que de stériliser l'ascogone, et Van Tieghem revient sur cette idée dans son dernier travail sur le développement de quelques Ascomycètes : « J'ai vu plusieurs

(1) Van Tieghem : *Sur le développement du fruit des Coprins* (Comptes rendus, LXXXI, 1875, p. 877).

(2) Van Tieghem : *Sur le développement du fruit des Chaetomium* (Comptes rendus, LXXXI, 1875, p. 1111).

fois, dit-il, dans mes cultures cellulaires d'*Aspergillus*, une pareille anastomose avoir lieu entre l'une des premières branches couvrantes et le carpogone, soit à son sommet, soit en quelque point de sa longueur ; dans tous les cas observés, il y a eu, à partir de ce moment, *arrêt de développement du fruit* (1). »

Un second argument était tiré de l'existence d'Ascomycètes monocarpogonés, c'est-à-dire dans lesquels le périthèce se développerait aux dépens d'un seul rameau primitif, sans autre différenciation, comme dans les *Helvella*, certaines espèces de Pézizes (2) et surtout les *Ascodesmis* (3) ; c'est par un bourgeonnement dichotomique, condensé et homogène, avec contournement et enchevêtrement des branches successives, que le carpogone simple et nu des *Ascodesmis* donnerait naissance à la masse cellulaire fondamentale qui produit plus tard à sa surface d'abord les paraphyses, puis les asques.

Nous n'osons insister outre mesure sur la valeur des diverses objections formulées ainsi par Van Tieghem ; ce savant, dont l'action a été féconde par ailleurs, a manifestement fait fausse route dans cette question de la sexualité des Champignons supérieurs ; les arguments qu'il opposait à la théorie de de Bary, ne reposaient que sur des observations trop superficielles ; rien ne le prouve mieux que l'attitude nouvelle qu'il adopta en présence des premiers travaux d'Harper ; il devint alors un chaud partisan des idées de de Bary qu'il avait combattues et un adversaire déterminé des nôtres qui apportaient cependant la solution définitive du problème.

(1) Van Tieghem : *Sur le développement de quelques Ascomycètes* (Bull. Soc. Bot. de France, t. XXIV, 1877, p. 99).

(2) Van Tieghem : *Nouvelles observations sur le développement du fruit et sur la prétendue sexualité des Basidiomycètes et des Ascomycètes* (Bull. Soc. Bot., t. XXIII, 1876, p. 99).

(3) Van Tieghem : *Sur le développement du fruit des Ascodesmis* Bull. Soc. Bot., t. XXIII, 1876, p. 270).

Un autre savant commençait à battre en brèche la sexualité des Champignons supérieurs (1) ; son action a été lente, méthodique ; elle s'est appuyée sur une étude extrêmement remarquable du développement chez un grand nombre d'espèces. Nous verrons plus loin, à la fin de cette seconde partie, les magistrales conclusions formulées par Brefeld ; si l'avenir ne les a pas justifiées, la faute n'en est pas à leur auteur, qui s'était entouré de toutes les garanties désirables ; la science parfois a de ces caprices ; elle sait néanmoins ordinairement dégager le mérite du chaos des controverses : les noms des deux rivaux Brefeld et de Bary resteront associés dans l'histoire de la sexualité des Champignons.

Maxime Cornu, de son côté, reprenait l'étude des spermaties (2). Tulasne avait essayé de faire germer ces corps, et il avait éprouvé une série d'échecs ; aux caractères qui lui faisaient considérer ces éléments comme mâles, s'ajoutait donc le refus d'entrer en germination. Maxime Cornu obtint dans un milieu nutritif la germination d'un grand nombre de spermaties, et il en conclut que chez les Ascomycètes ces spores ne sont pas des organes mâles, mais très probablement les agents de dissémination des espèces à grande distance.

On croyait en avoir fini avec les spermaties, en tant qu'éléments fécondateurs ; mais le moment est proche où ces corpuscules vont à nouveau occuper l'opinion.

En 1877 se place un événement important au point de vue qui nous occupe. Stahl expose ses observations sur la reproduction sexuelle des *Collema* (3) : la fécondation serait opérée, non par un pollinode, mais par des spermaties. Tulasne avait cherché en vain un organe femelle

(1) Brefeld : *Bot. Zeitung*, 1876, p. 56.

(2) Maxime Cornu : *Reproduction des Ascomycètes* (Ann. d. Sc. nat., série 6, t. III, 1876, p. 53).

(3) Stahl : *Beitr. z. Entw. d. Flechten*, I, Leipzig, 1877.

susceptible d'être fécondé par ces corpuscules; or, d'après Stahl, cet organe existe chez les *Collemaceae* : il est constitué par un ascogone cloisonné, enroulé sur lui-même en peloton et situé à une certaine profondeur dans le thalle; une des extrémités libres se prolonge au-dessus de la surface en un trichogyne qui est fécondé par les spermaties : celles-ci contractent une anastomose avec le sommet du trichogyne ; à la suite de cette union, les cellules de l'ascogone augmentent de volume et de nombre, et lorsque l'enveloppe du périthèce et les paraphyses provenant du mycélium adjacent ont atteint un certain état de développement, les cellules de l'ascogone bourgeonnent les hyphes ascogènes.

Borzi répète les observations de Stahl en choisissant d'autres espèces de *Collemaceae*, et il arrive à des résultats identiques : il cherche ensuite à appliquer le même mode de sexualité aux Ascobolées ; mais sa tentative est loin d'être heureuse (1).

Une reproduction par trichogyne et spermatie est également attribuée par Fisch aux *Polystigma rubrum* et *P. fulvum* (2).

Les spermogonies ressemblent à celles des *Collema* dans leur structure ; elles donnent naissance à des spermaties filiformes arquées. Les périthèces débutent par un petit tubercule, composé de filaments mycéliens entrelacés, tous semblables d'apparence et sans aucune différenciation : plus tard, au centre apparaît un filament cloisonné composé de cellules larges et presque isodiamétriques ; il fait deux ou trois tours à l'intérieur du tubercule, et l'une de ses extrémités se relève, traverse le mycélium et arrive à la surface de la feuille en passant par l'ouverture d'un stomate : c'est le trichogyne. L'auteur a vu des spermaties

(1) Borzi : *Studii sulla sessualita degli Ascomicete* (N. Giorn. Bot. Ital., X, 1878, p. 43).

(2) Fisch : *Zur Entw. einiger Ascomyceten* (Bot. Zeit., 1882, p. 851).

adhérer à l'extrémité du trichogyne, mais sans réussir à apercevoir une véritable conjugaison : « Die Befruchtung konnte nicht constatirt werden», écrit Fisch (1). Le trichogyne meurt, se détruit, alors que le périthèce s'élargit. Dans le *Polystigma rubrum*, les choses restent en l'état tout l'hiver, alors que le développement se poursuit sans interruption dans le *P. fulvum*, où l'ascogone donne finalement des hyphes ascogènes aux dépens de toutes ses cellules, si l'on en juge par les apparences.

Ainsi donc le *Polystigma* montre un appareil reproducteur semblable à celui des *Collema* ; malgré cela, le souci de l'exactitude est tel chez de Bary et ses élèves que Fisch, n'ayant pu constater une fécondation directe, n'hésite pas à reconnaître que la question de la sexualité des *Polystigma* n'est pas résolue : « Die Frage nach der Sexualitat dieses Pilzes ist nicht erledigt (2). »

Fisch étudie encore le développement du périthèce chez le *Xylaria polymorpha*, le *Claviceps purpurea* et les *Cordyceps*.

Il retrouve chez les *Xylaria* le peloton central de filaments que Fuisting avait désigné sous le nom d'hyphes de Woronin ; cette formation représente bien un ascogone, mais celui-ci n'est plus fonctionnel ; *il se détruit et les asques naissent aux dépens du tissu stérile*. Chez les *Claviceps*, il *ne reste plus aucune trace des organes sexuels*, et *les asques prennent naissance d'une manière purement végétative aux dépens du tissu périthécial*.

Nous devons souligner l'importance des conclusions formulées par Fisch à la fin de son mémoire : elles marquent une orientation nouvelle des idées ; les partisans de la sexualité des Ascomycètes vont renoncer à l'étendre à toutes les espèces : ils se résignent à admettre

(1) Fisch : *Loc. cit.*, p. 861.
(2) Fisch : *Loc. cit.*, p. 894.

l'existence de nombreuses espèces complètement apogames : « Wenn ich mit wenigen Worten die im Vorigen erorterte Anschauung zusammenfasse, so besteht si darin, dass ich in den zusammengesetzten Pyrenomyceten eine Reihe erkenne, deren Formen von vollig sexuell differenzirte (mit Ascogon, Trichogyne und Spermatien versehenen) zu ganz apogamen regressiv sich fortbilden, um in solchen, die parenchymatische Perithecien bildung erwarben, eine selbständige Weiterentwickelung zu zei gen (1). »

Un mémoire récent de Brefeld n'était pas étranger sans doute à ce revirement.

Brefeld venait en effet de publier le fascicule IV de son magnifique ouvrage « BOTANISCHE UNTERSUCHUNGEN UBER SCHIMMELPILZE ». Nous trouvons dans le chapitre intitulé : *Bemerkungen zur vergleichenden Morphologie der Ascomyceten*, la première réfutation vraiment sérieuse de la théorie de de Bary.

Brefeld fait remarquer tout d'abord que les éléments fertiles se montrent suivant les genres à divers stades du développement du périthèce et suivant des modes différents (*Chætomium*, *Peziza*, *Rhyparobius*, *Aspergillus*): ce sont pour lui de simples variations sans importance qui se rencontrent également au début des conidiophores ; ceux-ci naissent en effet, tantôt aux dépens d'une seule hyphe (*Aspergillus*, *Pycnis*), tantôt avec un faisceau de filaments (*Cordyceps cinerea*).

Il appelle aussi l'attention sur l'existence simultanée chez les *Sordaria* de spermaties analogues à celles qui fécondent le trichogyne des *Collema* et d'un organe mâle réduit à l'état de prétendu pollimode; il pose la question de savoir s'il existe dans tout le règne végétal un seul exemple d'une plante possédant à la fois des éléments mâles d'une nature aussi différente qu'une spermatie et un pollinode.

(1) Fisch : *Loc. cit.*, p. 901.

La différenciation en une partie stérile et une partie fertile, qui se produit à la naissance du périthèce chez plusieurs Ascomycètes, ne constitue pas aux yeux de ce savant une présomption de sexualité, car chez les *Mortierella*, au moment de la fructification asexuée, on trouve quelque chose d'analogue. Il faut convenir que nous sommes ici en face de la partie la plus délicate de la controverse et que l'explication de Brefeld est manifestement embarrassée et insuffisante.

Quant aux anastomoses, en admettant qu'il s'en produise parfois entre l'ascogone et le pollinode, elles ne prouveraient rien, constate l'éminent mycologue, car on en observe fréquemment de semblables entre organes de nature purement végétatifs.

Que si l'on voulait admettre l'homologie des trois sortes de fructification des Ascomycètes avec la reproduction des Champignons inférieurs et des autres Thallophytes, il faudrait considérer les conidiophores comme constituant la reproduction asexuelle ; les spermogonies et les périthèces représenteraient la génération sexuelle. Mais, du fait que la fructification ascosporée se développe en l'absence d'acte sexuel, il faudrait supposer la disparition des caractères femelles ; les spermaties seules auraient conservé, dans leur inaptitude à la germination, un reste des caractères mâles. A l'appui de cette idée, on pourrait citer un grand nombre d'exemples fournis par les Champignons inférieurs ; azygospores des *Mucorineae*, spores des Saprolégniées, etc.

Pour Brefeld, l'asque joue le rôle d'une sorte de fanal dans le système entier des Champignons ; par lui et le sporange, dont il n'est qu'une manière d'être, se trouve réalisée la transition avec les Mycètes inférieurs, alors que la conidie qui représente une transformation du sporange établit le passage aux Mycètes supérieurs.

Brefeld fait même une comparaison à laquelle nos der-

nières observations ont donné une portée considérable : *il compare la formation des conidies sur le conidiophore des* Penicillium *à la production des asques sur les hyphes ascogènes du sclérote ; ce sont, dit-il, deux fructifications homologues : « deren Wesentlichster Unterschied darin bestehht, dass im einen Falle die Conidien Ascensind und die Sporen endogen bilden, dass im andern Falle der Ascus zur Conidie geworden ist* (1). »

Ce savant, rendons-lui cette justice, ne pouvait guère aller plus loin dans cette voie ; qu'on se reporte à nos observations,et on verra combien il était près de la vérité ; il reconnaît *l'équivalence du conidiophore et du gamétophore ;* il ne lui manque que de signaler la même parenté entre le *sporange* et le *gamétange.* Dès lors, Brefeld aurait eu l'explication de la présence, dans quelques cas, des deux gamétanges ancestraux à la base du gamétophore. Ignorant les phénomènes de karyogamie qui se produisent entre les diplogamètes, Brefeld en serait resté, il est vrai, à la conclusion d'une apogamie générale dans le groupe des Ascomycètes.

La théorie de de Bary venait de subir un rude assaut ; elle ne s'en relèvera que mutilée et diminuée ; ses meilleurs partisans seront obligés de restreindre de plus en plus les cas de véritable sexualité pour se rejeter sur une simple homologie des organes, avec extension croissante des phénomènes d'apogamie.

On n'osera même pas affirmer l'existence d'une fécondation dans les cas qui pourtant semblent le mieux s'y prêter, tel le *Pyronema confluens*, par exemple.

Tulasne avait réussi, en 1866, à observer l'union de l'extrémité du tube porté par le macrocyste avec le paracyste voisin ; il existe à cet endroit une perforation circulaire, définie par un bourrelet à peine sensible ou, au

(1) Brefeld : *Loc. cit.*, p. 152.

contraire, très prononcé ; mais Tulasne s'était refusé à donner une interprétation du phénomène.

En 1883, Kihlman reprend cette étude (1) ; selon lui, les macrocystes et les paracystes proviennent d'hyphes séparés : ils se mettent bien en communication directe au moyen du tube connecteur, mais, avant que la fusion soit effectuée, une cloison se produit à la base du tube, de telle sorte qu'un mélange direct du contenu du paracyste avec celui du macrocyste est impossible. Kihlman pense qu'une diffusion de substance peut se produire au travers de la cloison basilaire effectuant la fécondation ; mais il reconnaît que ce n'est là qu'une simple hypothèse. Ce savant découvre l'origine des hyphes ascogènes : les macrocystes, après avoir augmenté considérablement de volume, donnent naissance à des branches qui se cloisonnent et se ramifient dans le tissu stérile, se comportant comme les filaments engendrés par l'ascogone chez les *Ascobolus*.

Si Kihlman hésite à se prononcer sur l'existence ou l'absence de fécondation, il admet du moins l'homologie complète des organes, dans le sens indiqué par de Bary : ainsi le macrocyste représente un ascogone, le paracyste est une anthéridie, et le tube connecteur un trichogyne, comparable à celui des *Collema* ; la question de savoir si ces organes sont encore fonctionnels reste indécise, car la parthénogénèse et l'apogamie sont, ainsi que le reconnaît l'auteur, des phénomènes ayant une grande extension.

En cette même année 1883, Eidam publie deux mémoires dont le dernier surtout offre un intérêt particulier.

Dans le premier (2), le savant reprend l'étude des *Gym-*

(1) Kihlman : *Zur Entw. d. Ascomyceten* (Act. Soc. sc. Fennicae, XIII, Helsingfors, 1883.)

(2) Eidam : *Beitr. d. Gymnoasceen* (Cohn's Beitr. z. Biol., III, p. 271).

noascus ; il indique le développement des *G. Reesii* Barat., *G. ruber* V. Tieg. et *G. uncinatus* sp. nov., ajoutant quelques détails à ceux qui avaient été fournis par Baranetzky ; il donne ensuite une description très complète d'un nouveau genre rencontré sur des plumes, le *Ctenomyces serratus*, qui doit prendre place dans la famille des Gymnoascées. Eidam ne réussit pas plus que Baraneztky à observer une communication directe entre l'ascogone et la cellule stérile qui se trouvent à l'origine du périthèce, et il se montre très réservé dans ses appréciations sur la sexualité de ces Champignons.

C'est pourtant à Eidam qu'est échu l'honneur d'avoir découvert un genre dans lequel la copulation des deux rameaux est complète et a réellement la signification d'un acte sexuel nettement caractérisé (1) ; c'est le premier exemple que nous ayons à citer d'un Ascomycète dans lequel les gamétanges sont encore fonctionnels et donnent naissance à l'œuf sans se développer en gamétophores. L'*Eremascus albus* possède un mycélium constitué par des filaments cloisonnés : pour former l'asque, deux articles adjacents d'un même filament émettent de chaque côté de la cloison un rameau court : les deux rameaux s'enroulent en spirale l'un sur l'autre, cessent de croître, se cloisonnent à leur base, et entrent en communication à leur sommet. Le protoplasme des deux rameaux s'accumule à l'endroit de la fusion en une vésicule sphérique qui s'entoure d'une membrane et donne naissance plus tard à un asque renfermant huit spores. Parfois, il n'existe qu'un seul filament donnant à son sommet un asque normal ; mais celui-ci serait alors d'origine parthénogénétique et non sexuel. Suivant Eidam, l'*Eremascus albus* établit le passage entre les *Mucorineae* et

(1) Eidam : *Z. Kennt. d. Ent. d. Ascomyceten* (Cohn s Beitr. Biol., III, p. 377).

es Ascomycètes ; tout le fruit est réduit à un seul asque produit directement par deux filaments copulateurs.

Il nous faut signaler ici les recherches de Zukal (1), qui étudie les premiers développements du périthèce dans les *Thelebolus stercorarius*, *Chaetomium crispatum*, *Peziza* sp., *Eurotium herbariorum* et *Ascodesmis nigricans* ; il ne constate, dans aucun cas, la présence d'organes sexuels ; à propos de l'*Eurotium*, il fait même cette observation intéressante que parfois les asques se développent librement, non seulement sans pollinode, mais encore sans aucun filament recouvrant. Zukal rencontre chez une Pézize indéterminée, au début du périthèce, des filaments noduleux qui rappellent ceux que nous avons décrits dans l'*Ascophanus ochraceus* ; il en tire cette conclusion : « Die erste Fruchtanlage ist demnach in diesem Falle stets das Product mehrerer und allem Anscheine nach Volkommen gleichartiger Hyphen (2). »

Zukal combat l'idée d'une sexualité chez les Ascomycètes, en s'appuyant sur diverses raisons (3) : 1° la grande variabilité de l'appareil initial ; 2° le fait qu'un périthèce provient, dans une même espèce, soit d'un ascogone, soit de plusieurs ; 3° la constatation que dans une même espèce l'ascogone peut disparaître complètement, les hyphes ascogènes prenant alors naissance aux dépens d'hyphes renflées et riches en protoplasme ; il attribue au filament stérile un rôle nourricier à l'égard du filament fertile porteur d'asques. Dans ce même mémoire, Zukal signale un développement du *Penicillium crustaceum*, très différent de celui qui a été décrit par Brefeld :

(1) Zukal : *Mycologische Unters.* (Denk. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien., 51, 1886, p. 21).

(2) Zukal : *Loc. cit.*, p. 26.

(3) Zukal : *Ueber einige neue Pilz formen und über das Verhaltniss der Gymnoascen zu den übrigen Ascomyceten* (Berich. der Deut. Bot. Gesell., 1890, Bd. 8, p. 298).

au lieu des deux rameaux enroulés, par lesquels débute le sclérote, on trouverait des éléments semblables et de même valeur (1).

L'existence de l'ascogone des *Chaetomium* a été fort contestée, surtout par Zopf (2); Oltmanns donne une excellente description de celui du *Ch. Kunzeanum* (3) : la spirale de l'ascogone se divise en un complexe de cellules dont une partie se détruit, alors que les autres donnent naissance aux asques.

Il ne nous reste plus, pour terminer cette seconde partie de notre historique, qu'à mettre en présence partisans et adversaires de la sexualité des Champignons, représentés par leurs organes les plus autorisés. En consultant les traités généraux de Van Tieghem, de Zopf, de de Bary et l'œuvre de Brefeld, nous dégagerons l'impression générale qui régnait dans les laboratoires et dans le monde scientifique, au sujet de cette question de la sexualité des Champignons, au moment où vont commencer nos propres recherches.

La seconde édition du *Traité des Champignons* de de Bary paru en 1884 nous montre quel avait été le chemin parcouru par ce savant durant cette seconde période; en réalité, on assiste à une retraite en bon ordre. Il ne pouvait plus être question d'étendre les phénomènes de fécondation à tous les Ascomycètes, ainsi qu'on était disposé à le faire à la suite des premières recherches effectuées sur l'*Erysiphe Castagnei*. De Bary le reconnaît avec la plus entière bonne foi ; il est même amené à ne parler de copulation que pour trois ou quatre espèces, comme l'*Eremascus*, le *Pyronema*, les *Eurotium*, les *Collema* ; et encore s'empresse-t-il de faire certaines réserves en ce

(1) Brefeld : *Loc. cit.*, II.
(2) Zopf : *Monog. du genre Chaetomium* (Nova Acta, Bd. 42, n° 5, 1881).
(3) Oltmanns : *Ueber die Entw. d. Perith. in d.* Chaetomium (Bot. Zeit., 1887).

qui concerne plus spécialement les *Eurotium* ; mais il ne transige pas sur la question de l'homologie des organes ; il considère partout l'archicarpe comme un organe femelle, l'anthéridie ou les spermaties comme des éléments mâles. Admettant sans difficulté que dans la plupart des cas ces organes ne sont plus fonctionnels, il arrive à concéder qu'un très grand nombre d'Ascomycètes ont perdu la sexualité et sont devenus apogames.

Parti d'un point de vue très différent de celui de Brefeld, il arrive à des conclusions qui se rapprochent beaucoup, lorsqu'on les dégage des idées accessoires, de celles qui ont été émises par son éminent contradicteur.

Ce sera toujours un sujet d'admiration de voir avec quel soin scrupuleux de Bary essaie de dégager l'homologie et la nature des éléments qui président à la naissance du périthèce : cette recherche lui a imposé un travaii ardu, sans lui apporter grande satisfaction ; on ne doit donc pas s'étonner outre mesure de la vivacité avec laquelle il prend à partie ceux qui refusent de le suivre sur ce terrain des homologies.

Van Tieghem à ce moment n'admettait l'existence d'aucune trace de sexualité chez les Ascomycètes ; d'après lui, l'organe femelle ne serait qu'une hyphe ascogène différenciée à une période très jeune, et les prétendus organes mâles, de simples parties du tégument périthécial. De Bary proteste vivement ; il avance qu'en niant les homologies établies par ses travaux, on dépasse les limites permises de le négation, et il apprécie de la manière suivante l'opinion de Van Tieghem au sujet du rameau anthéridien et du trichogyne : « Was seine positiven Ansichten über die Function der fraglichen Organe betrifft, wonach z. B. Antheridienzweige dem Ascogon als Stutze, das Trichogyn bei Collema as Respirations organe dienen soll, so ist darauf nicht naher einzugehen, bevov einigermaassen wahrscheinlich gemacht wird, dass die Ascogone

ohne jene Stutze umzufallen in Gefahr sind und das betr. Organ bei Collema mittelst eines eigenem Apparates nach Luft schnappen muss and nicht ohne solchen ebensogut zu respiren vermag wie die innern Thalluselemente neben welchen es steht. Keinesfalls durften solche Einfalle den Namen des hypotheses gratuites minder verdienen, wie die Ansichten welche im Vorstehenden dargelegt sind (1).

Ces critiques ne modifièrent en rien l'opinion de Van Tieghem, puisque, dans la seconde édition de son *Traité de Botanique*, nous retrouvons les mêmes objections et les mêmes interprétations (2), non seulement en ce qui concerne l'origine du périthèce, mais encore au sujet du rôle du trichogyne.

« Dans ce phénomène tout accidentel, dit Van Tieghem, Stahl voit un acte sexuel indispensable à la formation du périthèce, une fécondation semblable à celle des Floridées. Les conidies linéaires seraient alors des anthérozoïdes immobiles, et le périthèce serait l'analogue du système complexe qui se forme chez les Floridées à la suite de la fécondation. Pareille hypothèse a été formulée plus récemment pour les Discomycètes du genre Polystigme, où l'on retrouve la même branche initiale enroulée à sa base et s'allongeant plus haut en ligne droite de manière à pousser son sommet au dehors. Suivant nous, c'est là une disposition physiologique nécessitée, dans le Polystigme comme dans le Collème, par le parasitisme de la plante, et destinée à donner au jeune périthèce, malgré son enfoncement dans le tissu, l'air dont il a besoin pour se développer : c'est un appendice respiratoire, non un appareil récepteur femelle.

« Remarquons, en terminant, que les partisans de l'origine sexuelle du périthèce des Ascomycètes sont forcés

(1) De Bary : *Morph. und Biolog. der Pilze*, 1884, p. 257.
(2) Van Tieghem : *Traité de Botanique*, 1891.

aujourd'hui d'admettre dans des genres voisins : 1° une sexualité à la façon des Péronosporées ; 2° une sexualité à la façon des Floridées ; 3° une sexualité perdue ou apogamie : autant d'hypothèses gratuites qu'il fallait peut-être signaler, mais qui ne doivent pas nous arrêter longtemps » (1).

Beaucoup de mycologues, surtout en France, adoptaient ces idées et ne voyaient dans les faits décrits par de Bary et ses élèves que des phénomènes purement végétatifs.

Zopf se montre beaucoup moins catégorique (2) : il évite de se prononcer sur la question de savoir si l'ascogone est réellement un organe femelle, susceptible d'être fécondé par une anthéridie ou par les spermaties, mais il reconnaît une analogie certaine avec les Phycomycètes et certaines algues comme les Floridées. Tant qu'on n'aura pas montré une copulation de noyaux entre les éléments mâles et femelles, on pourra, pense-t-il, s'en tenir aux vues de Brefeld, d'après lesquelles les Ascomycètes ne possèdent plus la sexualité. On serait d'autant plus tenté, ajoute-t-il, d'adopter ce parti que, d'après les recherches récentes, il n'existerait chez plusieurs Ascomycètes aucun organe qui puisse être interprété comme mâle (*Chaetomium*, *Penicilliopsis*).

La position prise par Zopf dans un débat qui passionnait les esprits est celle d'un critique judicieux et avisé : il réserve l'avenir et indique un moyen d'arriver peut-être à la solution tant cherchée ; il réclame avec raison une étude des noyaux dans les filaments copulateurs.

De 1881 à 1891, Brefeld publie successivement les Mémoires V à X de son grand travail : « *Untersuchungen ans dem Gesammtgebiete der Mycologie* ». Nous n'avons pas l'intention de résumer même brièvement les résul-

(1) Van Tieghem : *Loc. cit.*, p. 1166.
(2) Zopf : *Die Pilze* (Handb. der Botanik, 1890, p. 340).

tats obtenus par ce savant aidé par des collaborateurs qui s'appellent Zopf, G. Istvanffy, Johan-Olsen, Franz von Tavel, G. Lindau ; mais ce qui doit nous préoccuper, c'est de connaitre l'opinion de Brefeld sur la sexualité des Champignons supérieurs, après une aussi vaste enquête s'étendant à la fois aux Ascomycètes et aux Basidiomycètes.

D'après Brefeld, les Ascomycètes et les Basidiomycètes dérivent des Zygomycètes par l'intermédiaire des *Hemiasci* pour les premiers, des *Hemibasidii* pour les seconds ; tandis que les *Hemiasci* empruntaient aux Choanephoreen leurs sporanges et leurs conidies, les *Hemibasidii* se contentaient de la fructification conidienne des Chaetocladiaceen et des Piptocephalideen ; l'asque dérive du sporange ; la protobaside et la baside du conidiophore ; la fructification sexuelle des Zygosporées n'a pas été transmise aux descendants. La série végétale s'est ainsi trouvée séparée à son début en deux parties : l'une possédant la sexualité et se continuant par les Archegoniées et les Phanérogames, l'autre dépourvue de sexualité et comprenant les Mésomycètes et les Mycomycètes, c'est-à-dire les Ascomycètes et les Basidiomycètes.

Aussi Brefeld, croyant avoir prouvé l'absence complète de sexualité chez les Champignons supérieurs, voit dans cette démonstration un des événements les plus importants qui se soient produits dans l'histoire de la Morphologie et de la Systématique des plantes :

« Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass mit dem Nachweise dieser beiden Reihen, der sexuellen und der asexuellen Reihe, einer der wichtigsten und ersten Fortschritte gewonnen ist welche auf dem Gebiete der Morphologie und der Systematik der Pflanzen und der Gesammtheit der Lebewesen uberhaupt moglich sind. Die Masse der Pilze, die bis dahin ungefügige und

disharmonische Häfte der Pflanzen, ist nun zu einem wesentlichen, harmonisch eingefügten Bestandtheile des Pflanzensystems geworden, und der Nachweis einer asexuellen Reihe der Lebewesen ist eine Bereicherung unserer morphologischen Kenntnisse im Allgemeinen, welche nicht mehr die Botanik allein, sondern die Gesammtheit der morphologischen Gebiete zugleich betrifft (1). »

Après avoir fait rentrer les Champignons supérieurs dans les règles ordinaires de la sexualité, nous aurions peut-être quelque droit de retourner à notre profit les précédentes conclusions, si nous voulions tirer vanité d'un hasard heureux et d'une volonté persévérante.

Brefeld, dans ses premières critiques de 1881, n'avait aucune idée préconçue au sujet de la sexualité des Lichens, telle qu'elle venait d'être formulée par Stahl : « Ich will die Moglichkeit der Deutungen Stahls nicht angreifen, wurde mich vielmehr freuen, wenn sie richtige waren ; aber für etwas anderes als blosse Deutungen konnen sie nicht gelten, bis der Beweis fur ihre Richtigkeit durch das Experiment beigebracht ist (2). »

Les conditions étaient bien changées en 1889 ; Moller avait repris les expériences de Maxime Cornu sur la culture des spermaties, et il avait obtenu la germination des spermaties mêmes de *Collema* : on peut chez les Lichens arriver à l'obtention d'un nouveau thalle, à partir de la spermatie, aussi bien qu'en semant une ascopore (3). Dès lors, Brefeld, qui, de son côté, avait réalisé de nombreuses cultures de spermaties appartenant à des genres fort différents, n'hésitait plus à considérer ces corpuscules comme

(1) Brefeld : *Loc. cit.*, VIII, p. 272.
(2) Brefeld : *Loc. cit.*, IV, p. 149.
(3) Moller : *Cultur Flechten bildender Ascomyceten*, Munster, 1887. — *Ueber die sogenannten Spermatien der Ascomyceten* (Bot. Zeitung, nº 27, 1888).

de simples conidies. On ne songeait pas encore à invoquer une parthénogénèse de l'élément mâle ; aussi la question de la sexualité des Lichens paraissait-elle définitivement enterrée (1).

La sexualité des Basidiomycètes, qui d'ailleurs n'avait jamais été l'objet d'observations sérieuses, ainsi qu'on a pu le constater au cours de cet historique, n'avait plus aucun représentant autorisé.

Il ne restait donc que les Ascomycètes ; or, si l'on fait exception pour deux ou trois espèces auxquelles de Bary attribuait encore des phénomènes sexuels, sans toutefois pouvoir en préciser la nature exacte, l'accord était complet entre naturalistes sur cette formule : « *Les Champignons supérieurs sont dépourvus de sexualité.* »

La discussion ne porte plus que sur l'homologie des organes ; les uns acceptent le caractère femelle de l'ascogone et la nature mâle des anthéridies et des pollinodes ; ils sont obligés de reconnaître toutefois que ces organes *ont perdu leur fonction*, d'où apogamie presque générale chez les Ascomycètes et totale chez les Basidiomycètes ; les autres, faisant table rase des résultats obtenus par de Bary et ses élèves, ne considèrent, à l'exemple de Van Tieghem, *ascogones et pollinodes que comme des manifestations d'ordre végétatif sans importance*. Tel était l'état des esprits au moment où commencent nos premières recherches, c'est-à-dire au début de la troisième période ; aussi n'échapperons-nous pas à la loi commune : il va nous arriver ce qui se produit généralement lorsqu'on s'interpose entre deux adversaires pour un essai de conciliation ; nous allons avoir tout le monde contre nous au début, et il faudra de longues années de luttes et de travail avant que nous puissions entrevoir les promesses d'une entente meilleure.

(1) Brefeld : *Loc. cit.*, VIII, p. 268.

III

On se figure difficilement à quelle série de tracas, de mécomptes, d'ennuis divers, un naturaliste s'expose lorsqu'il entreprend certaines recherches; mieux vaudrait pour sa tranquillité marcher dans les sentiers battus, où les traces de son passage, il est vrai, seraient bien vite effacées par ceux qui le suivent. C'est par un labeur incessant, souvent ingrat, que les hommes politiques arrivent à exercer une légitime influence ; mais combien d'illusions s'envolent dans cette marche au progrès! combien de heurts et de chocs! Les véritables chefs d'école, en science, éprouvent fréquemment les mêmes résistances, et leur vie est remplie des mêmes difficultés ; nous venons d'en voir un exemple frappant dans cette longue joute entre de Bary et Brefeld.

Ces deux savants, de mérite sensiblement égal à des titres différents, luttent désespérément l'un contre l'autre en poursuivant un mythe ; l'un des adversaires disparaît bien avant le moment où une partie tout au moins de son œuvre renaît de ses cendres ; le second assiste à un revirement dans les idées que personne n'aurait jamais osé soupçonner ; le temps heureusement répare souvent bien des injustices : les noms de ces deux savants resteront toujours écrits en gros caractères dans l'histoire de la sexualité des Champignons supérieurs. La solution définitive qu'ils cherchaient l'un et l'autre avec la passion de la vérité, ils ne pouvaient l'atteindre avec les moyens dont ils disposaient : la découverte était liée à un progrès des méthodes histologiques.

Cette troisième période est caractérisée par l'application raisonnée de l'histologie à la recherche des phénomènes reproducteurs chez les Champignons.

L'histologie des Champignons n'a fait tout d'abord que des progrès extrêmement lents, et la chose s'explique d'elle-même par la difficulté des colorations et la petitesse des noyaux dans ce groupe.

On n'avait guère réussi, jusqu'en 1889, qu'à démontrer l'existence d'éléments nucléaires dans le mycélium et les appareils sporifères de quelques Champignons ; plusieurs auteurs, comme Fisch, Chmielewski, Hartog, avaient bien essayé de déterminer le rôle des noyaux dans la fécondation, soit chez les Péronosporées, soit chez les Saprolégniées ; leurs tentatives avaient échoué : les conclusions auxquelles ils étaient arrivés se trouvaient entièrement fausses, mais on l'ignorait.

En 1890, commencent nos recherches histologiques sur les Champignons (1) ; nous nous trouvons en face de très grandes difficultés ; les méthodes n'avaient pas la perfection qu'elles possèdent aujourd'hui, et, au lieu de trouver le champ libre, nous nous heurtions à chaque instant à des notions fausses sur le mode d'action des noyaux dans les phénomènes reproducteurs. Il est relativement facile le plus souvent de vérifier des résultats exacts et même de les compléter ; mais, lorsqu'on se trouve en face de conceptions erronées, le travail devient pénible ; on doit arracher les mauvaises herbes avant de songer à les remplacer par autre chose.

Il ne faut donc pas trop s'étonner de la réserve que nous nous étions imposée dans notre mémoire de 1890 : une partie était consacrée à rectifier les observations de Chmielewski et de Fisch sur la structure de l'oogone et de l'anthéridie des *Cystopus* ; nous montrions également l'inexactitude des faits décrits par Hartog et concernant une fusion successive des noyaux dans l'oospore des

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches histologiques sur les Champignons* (Le Botaniste, 2e série, 1890-1891).

Saprolégniées. Chemin faisant, l'existence du glycogène était signalée pour la première fois chez un Siphomycète, et un organe nouveau, qui a été étudié depuis sous le nom de cœnocentre, était indiqué au centre des oosphères des *Saprolegnia* et des Péronosporées. D'autre part, nos observations n'étaient pas suffisamment complètes et précises pour permettre d'établir exactement le rôle des noyaux dans la fécondation des Siphomycètes ; nous nous bornions à montrer que les gamétanges en présence renferment de nombreux noyaux et qu'une grande partie de ceux-ci entrent en dégénérescence au moment de la formation de l'œuf. « Peut-être, écrivions-nous, un noyau de l'anthéridie peut-il passer de l'oosphère par le canal de communication. En ce cas, quel est son rôle ? Se fusionne-t-il avec un noyau de nature spéciale contenu dans l'oosphère ? Est-ce de ce noyau ainsi renouvelé que proviennent les noyaux qui existent à la maturité des oospores entre le globule oléagineux et la membrane ? C'est possible (1). » Ce que nous indiquions comme possible a pu être démontré depuis grâce aux travaux de botanistes dont les noms ont acquis une juste notoriété ; à côté de Wager, auquel nous devons une mention spéciale, puisque son premier mémoire sur le *Peronospora parasitica* date de 1889, nous citerons Berlèse, Stevens, Trow, Miyake, Ruhland, Davis.

C'est bien à regret que nous avions été forcé d'abandonner l'étude histologique des Siphomycètes ; mais le travail d'un seul ne peut suffire à tout ; nous en avons fait maintes fois l'expérience. Lorsque les circonstances ou les événements ne permettent pas d'être entouré de nombreux collaborateurs, il faut se résigner à ne donner sur un grand nombre de questions que de simples aperçus, des interprétations nouvelles, ou des notes som-

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 144.

maires ; l'effort principal doit porter sur les problèmes les plus importants qui se rencontrent.

Un cas de ce genre allait précisément se présenter. Les Champignons supérieurs, au début de cette troisième période, étaient considérés, ainsi que nous l'avons vu, comme étant dépourvus de sexualité ; aucun intérêt spécial ne semblait donc devoir attirer l'attention des histologistes.

La genèse de cette découverte se trouve dans deux notes publiées en collaboration avec notre préparateur Sappin-Trouffy sur l'histologie des Urédinées (1) ; nous appelions l'attention sur ce fait que, dans cette famille, des cellules de valeur bien différente ont normalement deux noyaux ; on les retrouve non seulement dans les écidiospores, les urédospores, les téleutospores, dans les cellules du pseudopéridium, dans les paraphyses, mais aussi dans beaucoup de mycéliums et de suçoirs : ces deux noyaux s'unissent en un seul dans chaque article de la téleutospore, se comportant ainsi, l'un comme noyau mâle, l'autre comme noyau femelle. En résumé, disions-nous, les Urédinées présentent un phénomène regardé jusqu'ici comme caractérisant la fécondation ; il est vraisemblable qu'elles suppléent ainsi à la reproduction sexuelle nettement caractérisée.

Tel est le germe qui semé, il y a onze ans, s'est développé malgré toutes les résistances.

Pendant que Sappin-Trouffy poursuivait, sous notre direction, l'étude des Urédinées, nous cherchions à nous rendre compte de l'importance que pouvait avoir cette fusion de noyaux dont nous venions de constater l'existence sous le nom de pseudo-fécondation.

Nos observations se portèrent tout d'abord du côté des

(1) P.-A Dangeard et Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Comptes rendus, 30 janvier 1893). — *Une pseudo-fécondation chez les Urédinées* (Id., février 1893).

Ustilaginées à cause des affinités étroites que présente cette famille avec les Urédinées ; nous étions, au mois d'octobre 1903, en mesure d'affirmer l'existence d'une fusion nucléaire à l'intérieur des jeunes spores d'*Ustilago*, de *Doassansia*, d'*Eutyloma* (1), et bientôt nous publiions un mémoire avec quatre planches contenant le résulta de nos recherches (2).

On peut dire que, de tous les Champignons supérieurs, les Ustilaginées sont parmi les plus rebelles à l'action des réactifs colorants ; la petitesse des noyaux rend leur étude particulièrement délicate ; cependant nous avions réussi à montrer que le noyau des Ustilaginées, malgré sa petite taille, est construit sur le même type que celui de la plupart des Champignons étudiés à ce point de vue ; i possède membrane nucléaire, nucléole, hyaloplasme avec chromatine. Les phénomènes de fusion nucléaire étaient décrits en considérant chaque cellule primitive comme un oogone, renfermant un noyau mâle et un noyau femelle ; dans cet oogone, il se produit une oospore provenant de la fusion des deux noyaux et du protoplasma qui les accompagne : l'oospore, avec son noyau sexuel, va se comporter, à la germination, comme les zygospores des Conjuguées, comme l'œuf des *Chlamydomonas* en donnant naissance à un certain nombre d'embryons ; lors de cette germination, le noyau sexuel subit ordinairement dans le promycèle trois bipartitions successives suivant le mode indirect ; les huit noyaux qui en résultent passent dans les sporidies ; parfois, comme dans les *Urocystis*, ces sporidies uninucléées donnent naissance à des sporidies secondaires à deux noyaux, ce qui indique un retour à l'état végétatif proprement dit ; en ce qui concerne les

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ustilaginées* (Comptes rendus, 9 octobre 1893).

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons* (Le Botaniste, 3e série).

anastomoses entre sporidies, si fréquentes chez le *Tilletia Caries* par exemple, il ne faut voir là qu'un phénomène purement végétatif.

Dans la recherche des phénomènes sexuels chez les Urédinées et les Ustilaginées, notre principale préoccupation avait été de chercher dans tout le développement le moment où se produit une fusion de noyaux : l'ayant trouvé et afin d'appuyer nos conclusions, nous avons dû considérer la nature de l'organe dans lequel s'est opérée cette fusion et comparer ensuite cet organe avec les formations sexuelles appartenant à d'autres groupes. « Prenons un œuf de *Chlamydomonas*, disions-nous, nous voyons que le noyau de l'oospore ne donne pas directement celui de la nouvelle plante ; il subit un nombre de bipartitions déterminé, qui, ici, donne naissance à quatre nouveaux noyaux qui sont ceux des nouvelles zoospores ; dans un *Volvox*, le noyau fournira un nombre plus grand de bipartitions pour la nouvelle colonie : dans les *Closterium* et les *Cosmarium*, le nombre des bipartitions est également déterminé et, si nous appelons du nom général d'embryons la nouvelle plante provenant de la germination de l'œuf, nous constatons que pour arriver à ce stade le noyau de l'œuf subit toujours un nombre déterminé de divisions (1). »

Et nous ajoutions : « Ce raisonnement nous conduit à considérer dans les Ascomycètes *le noyau de l'asque comme un noyau sexuel provenant de la fusion d'un noyau mâle et d'un noyau femelle* ; il subit, en effet, un nombre déterminé de divisions pour arriver à fournir le noyau du nouvel individu, de la spore, qui équivaut pour nous à l'embryon tel que nous l'avons défini précédemment (2). »

Nous avions contre nous l'opinion de Schmitz et de

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 235.
(2) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 239.

Strasburger, qui n'avaient signalé qu'un noyau dans les asques jeunes ; qu'allait-il advenir en passant du domaine des idées dans celui des faits ? Tous ceux qui ont vécu la vie de laboratoire et se sont adonnés à des recherches de ce genre comprendront quelle importance nous attachions à la vérification de notre hypothèse ; elle était d'un intérêt capital pour la solution du problème que nous avions en vue ; c'est avec une sorte de fièvre, il nous en souvient, que nous abordâmes l'étude de l'asque.

Les Champignons supérieurs comprennent les deux grands embranchements des Basidiomycètes et des Ascomycètes ; dans le cas où nos prévisions se réaliseraient, les Ascomycètes rentraient dans le schéma général.

L'époque était peu favorable ; en l'absence de jeunes périthèces, nous prîmes des Lichens qui se prêtent mal à une observation de ce genre : nous eûmes des instants de découragement : puis vint la découverte tant escomptée !

En mai 1894, nous communiquions à l'Académie des sciences une note sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes en choisissant comme exemple la formation de l'asque chez le *Peziza vesiculosa* (1). L'article à deux noyaux qui produit l'asque est disposé de telle façon qu'il semble provenir de deux filaments différents et c'est effectivement ce que nous avions cru d'abord ; dans le mémoire paru un peu plus tard, sur ce même sujet, nous donnons en détail le mode de formation de l'asque tel qu'il est admis par tous aujourd'hui (2).

Dans ce mémoire, nous distinguons deux modes de formation de l'asque : dans l'*Exoascus deformans*, chaque article du thalle possède deux noyaux nucléolés ; ceux qui vont

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes* (Comptes rendus, 7 mai 1894).

(2) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 4e série, p. 21).

se cloisonner en ont quatre ; au stade précédant la formation des asques, les articles ont encore deux noyaux ; ils sont placés de telle sorte que leur origine différente est manifeste : dans chaque cellule, les deux noyaux se fusionnent en un seul et bientôt l'œuf qui résulte de cette union se développe en un asque ; ainsi, chez les Exoascées, le mycélium, dont les cloisons sont d'abord espacées, se fragmente en cellules à deux noyaux qui donnent naissance aux asques.

Dans le second mode de formation de l'asque, cette origine différente des noyaux copulateurs avait été établie nettement ; notre description a servi de modèle à toutes celles qui ont été données depuis ; un filament vient dans le stroma ascifère et son extrémité incolore se recourbe en bec ; à ce moment, nous avons vu un noyau en division dans le filament : la partie recourbée s'allonge et vient s'accoler sur l'autre ; elle peut même se porter à quelque distance à droite et à gauche : un second noyau a subi une division dans le filament, de sorte qu'il y a maintenant quatre noyaux. Deux de ces noyaux occupent la partie bombée qui s'isole par une cloison à la fois du filament et de son extrémité recourbée.

Pour la première fois, l'analogie étroite qui existe entre l'asque et le promycèle se trouvait établie ; ces deux organes ont la même origine et se comportent identiquement pendant la division du noyau sexuel ; c'est à leur intérieur que ce dernier subit plusieurs bipartitions, en général trois. La seule différence, et elle est d'ordre physiologique, consiste en ce que les embryons dans les Ascomycètes restent à l'intérieur de l'asque, alors que chez les Urédinées et les Ustilaginées, ces embryons deviennent externes par bourgeonnement (1).

Pour établir d'une façon indiscutable l'exactitude de nos observations chez les Ustilaginées, nous avions donné

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 57.

une description complète des phénomènes copulateurs dans l'*Entyloma* du *Glaucium* (1).

Il ne restait plus à étudier que le groupe des Basidiomycètes proprement dits ; à la vérité, on possédait déjà quelques renseignements sur le développement de la jeune baside ; mais ils étaient plutôt de nature à égarer l'opinion. Ainsi, Rosen avait supposé que le noyau de la baside provient de la fusion successive de six à huit petits noyaux venant des hyphes (2), et Wager admettait également que le noyau de la baside provient de la fusion d'un nombre d'éléments nucléaires supérieur à deux (3).

On ne manquait pas naturellement d'opposer à notre théorie de la sexualité cette prétendue pluralité des noyaux copulateurs.

C'est dans ces conditions que nous donnons notre *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (4), où nous établissons que partout le noyau de la baside ou de la probaside est le résultat de la fusion de deux noyaux seulement, comme chez les Urédinées, les Ustilaginées et les Ascomycètes ; ces recherches s'étendent à un grand nombre d'exemples : chemin faisant, nous élucidons l'origine et la structure des chlamydospores du *Nyctalis asterophora*. La généralité des phénomènes de karyogamie ne pouvait plus être contestée ; nous montrons qu'ils sont conformes aux caractères ordinaires de la fécondation et nous insistons principalement sur l'origine différente des noyaux copulateurs.

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle de l'*Entyloma Glaucii (Le Botaniste, 4e série, p. 12).

(2) Rosen : *Beitrag z. Kennt. d. Pflanz* (Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd., VI, 1892-1893).

(3) Wager : *On nuclear division in the Hymenomycetes* (Annals of Botany, VII, 1893, p. 489). — *On the presence of Centrosph., in Fungi* (Id., VIII, 1894, p. 331).

(4) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (Le Botaniste, 4e série, p. 119).

Nous distinguons trois cas dans le mode de germination de l'œuf : 1° l'œuf germe par l'intermédiaire d'un promycèle ou d'un asque, Ustilaginées, Urédinées, Ascomycètes ; 2° l'œuf se cloisonne, Protobasidiomycètes ; 3° l'œuf fournit directement, sans se cloisonner, les sporidies, Basidiomycètes.

On peut dire, en complète justice, qu'à ce moment la découverte de la sexualité des Champignons supérieurs était faite ; quiconque examinera sans parti pris les résultats que nous venons de rappeler brièvement ne manquera pas d'être étonné des progrès réalisés en un court espace de temps, grâce à une orientation nouvelle.

Lorsqu'un pont vient d'être jeté sur une rivière ou sur un fleuve, on lui impose, à titre d'essai, une charge bien supérieure à celle qu'il devra supporter par la suite ; c'est donc à sa période d'achèvement qu'on lui demande le maximum de résistance.

Il est arrivé quelque chose d'analogue pour notre œuvre : à peine était-elle terminée qu'elle a dû supporter, de plusieurs côtés à la fois, des critiques, dont les unes ne visaient que la partie théorique, alors que les autres mettaient en doute l'exactitude des faits.

En juillet 1895, Poirault et Raciborski, dans une Note à l'Académie des sciences, combattent nos idées sur la fécondation des Urédinées (1) ; ils mettent en doute la fusion des deux noyaux dans la téleutospore ; leurs conclusions reposaient sur une erreur d'observation : ils avaient pris la division ordinaire, normale de deux noyaux voisins pour la division d'un noyau unique et, avec ce point de départ faux, ils étaient arrivés à des résultats tout à fait inattendus.

Nous n'eûmes pas de peine, Sappin-Trouffy et moi, à

(1) Poirault et Raciborski : *Les phénomènes de Karyokinèse dans les Urédinées* (Comptes rendus, Acad. sc., t. CXXI, 15 juillet 1895).

relever cette inexactitude, et nous profitâmes de l'occasion pour établir l'origine différente des noyaux de la téleutospore et de l'écidiospore chez les Urédinées (1).

Dans une seconde Note (2), Poirault et Raciborski reconnaissent l'erreur dans laquelle ils sont tombés ; mais ils considèrent encore les deux noyaux comme des demi-noyaux qui, à eux deux, représentent l'ensemble des propriétés du noyau ordinaire et qui, pour cette raison, sont incapables de se diviser isolément, mais forment ensemble une figure caryokynétique tout à fait symétrique. Dans un autre travail (3), les mêmes auteurs développent cette idée et discutent l'hypothèse d'une fécondation ; « Il nous paraît préférable, jusqu'à plus ample informé, disent-ils, de ne pas confondre ces phénomènes de fusion des noyaux des Basidiomycètes avec les phénomènes de fécondation chez les plantes et chez les animaux ; si nous voulons considérer la fusion des noyaux de la probaside comme un acte sexuel, nous devons donner le même nom à la fusion des deux noyaux polaires du sac embryonnaire chez les Phanérogames », et plus loin ils ajoutent : « On doit néanmoins savoir gré à ces savants d'avoir insisté sur ces phénomènes de fusion de noyaux, qui sont extrêmement intéressants et qui contribueront, sans doute, à éclairer la question encore si obscure de la phylogénie de la fécondation. »

Poirault et Raciborski n'avaient vu qu'un chromosome dans le noyau des Urédinées ; leurs observations étaient incomplètes sur un grand nombre de points ; le Mémoire

(1) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Réponse à une Note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la Karyokinèse des Urédinées* (Le Botaniste, 1er août 1895).

(2) Poirault et Raciborski : *Sur les noyaux des Urédinées* (Comptes rendus Acad. sc., 5 août 1895).

(3) Poirault et Raciborski : *Sur les Urédinées* (Journal de Botanique, septembre 1895).

de Sappin-Trouffy vint heureusement combler toutes ces lacunes (1).

Nous n'avons pas à faire l'éloge de ce dernier travail, qui a été honoré d'un prix de l'Institut ; ainsi que l'a écrit René Maire (2), « Sappin-Trouffy, dans ce Mémoire, décrit avec soin la structure des noyaux et leur division dans un grand nombre de genres et d'espèces et établit définitivement le schéma de l'évolution nucléaire chez les Urédinées. Le noyau possède deux chromosomes ; il est unique dans chaque cellule jusqu'à l'écidie ; à partir de l'écidie, jusqu'à la jeune téleutospore, il y a, dans chaque cellule, deux noyaux qui se divisent synergiquement. Ces deux noyaux se fusionnent dans la téleutospore, avec réduction chromatique, car lors de la formation du promycélium, on trouve deux divisions successives à deux chromosomes chacune ; ces phénomènes de réduction chromatique suivant immédiatement la fusion des noyaux, militent en faveur du caractère sexuel de celui-ci. »

Pendant que Poirault et Raciborski discutaient notre interprétation de la sexualité des Basidiomycètes, Harper nous opposait, en ce qui concerne les Ascomycètes, l'existence d'une fusion nucléaire au début du périthèce dans le *Sphærotheca Castagnei* (3).

L'observation ne reposait que sur une seule espèce ; elle introduisait dans le cycle du développement d'un être deux fusions nucléaires successives, ce qui sapait les bases mêmes de nos connaissances sur la sexualité générale. Personne ne semble s'en douter : on n'y voit

(1) Sappin-Touffy : *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées* (Le Botaniste, 5e série, p. 59).

(2) René Maire : *Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes*. Thèse, 1902, p. 12.

(3) Harper : *Ueber das Verhalten d. Kerne b. d. Fruchtentw. ein. Ascomyceten* (Jahr. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896).

qu'un argument contre nos idées et on s'empresse de reproduire les deux ou trois dessins d'Harper. Quand nous arrivons, après de longs mois d'un travail opiniâtre, avec un Mémoire sur le même sujet (1), les positions sont déjà prises. Pourtant, nous n'avions rien négligé pour arriver à une conviction absolue ; des milliers de tout jeunes périthèces nous étaient passés sous les yeux ; nous donnions tous les stades successifs du développement de l'ascogone et de la prétendue anthéridie ; nous étions autorisé à affirmer de la façon la plus absolue l'inexactitude du fait avancé par Harper, à l'encontre de notre théorie.

« Les idées que nous défendons, disions-nous en terminant, n'exigent pas une renonciation aux idées soutenues avec tant de talent par A. de Bary sur les homologies des archicarpes et des anthéridies, et elles permettent de supposer un rôle important aux anastomoses des protoplasmes ; elles ne demandent pas davantage à ses adversaires d'abandonner leur opinion sur la nature purement végétative de ces organes et des phénomènes de fusion protoplasmique.

« Aussi est-il possible de tomber d'accord sur cette constatation, la seule essentielle ; dans les Champignons, il existe, comme chez les autres organismes, plantes ou animaux, des embryons possédant un noyau double à leur berceau : partout ailleurs on dit que de tels embryons sont d'origine sexuelle ; pourquoi leur refuserait-on ce caractère chez les Champignons (2) ? »

Nous ne nous chargeons pas d'expliquer pourquoi, dans certains milieux, on continua d'accorder aux observations d'Harper de préférence aux nôtres une confiance illimitée.

(1) P.-A. Dangeard : *Second Mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 5e série, p. 245).

(2) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 284.

Si du côté des Ascomycètes la situation reste quelque temps stationnaire, par la faute de notre adversaire, il n'en est pas de même en ce qui concerne les Basidiomycètes : les adhésions à notre théorie arrivent maintenant de tous côtés ; les unes se font sans réserve aucune, d'autres avec quelques modifications de détail.

Dès le début, alors que nous n'avions pas encore réussi à prouver l'origine différente des noyaux copulateurs, Strasburger s'était exprimé en ces termes sur notre théorie (1): « Si les noyaux qui se mêlent ainsi provenaient de parties de la plante éloignées dans le développement, on pourrait voir dans cette fusion un rétablissement d'équilibre nécessaire à la conservation de l'espèce. Cette fusion de noyaux serait, en fait, comparable dans ses effets physiologiques à une fécondation. Mais jusqu'à présent, il n'est pas prouvé que ces noyaux aient une origine différente et qu'ils ne soient pas semblables, et peut-être ne faut-il voir dans cette fusion qu'un phénomène en rapport avec un redoublement de l'activité des processus de nutrition, dont cette cellule est le siège. »

Or, l'origine différente des noyaux copulateurs ne faisait plus l'objet du moindre doute : aussi avons-nous la satisfaction de voir un de nos adversaires de la veille, Raciborski, considérer la fusion des noyaux chez les Champignons supérieurs comme un acte sexuel (2). Ce savant distingue dans la fécondation deux phases : l'une comprend l'union des protoplasmes ; la seconde, qui peut être retardée, résulte de l'union des noyaux. Celle-ci, chez les Champignons, s'effectue dans la « zeugite » qui, en fournissant un sporocarpe, est le point de départ d'une

(1) Strasburger : *Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl in. Entw. der Organismen* (Biol. Centralbl., 1894, p. 864).

(2) Raciborski : *Ueber den Einfluss ausserer Bedingungen auf die Wachsthumweise des Basidiobolus ranarum* (Flora, 1896, Bd. 82, Heft. 2).

nouvelle génération ; le sporocarpe, chez les Ascomycètes, est un asque ; chez les Basidiomycètes et les Trémellinées, c'est une baside.

La seule différence avec notre propre théorie, c'est que, pour nous, le phénomène sexuel tout entier se passe au moment de la karyogamie, alors que, pour Raciborski, il débute avec la formation des articles binucléés, des synkarons, comme les appellera plus tard René Maire.

Perrot constate les différences profondes qui séparent les noyaux de la baside des noyaux végétatifs et il admet le caractère sexuel que nous leur avons attribué (1).

De son côté, Wager publie une Etude critique de nos travaux sur la sexualité ; il examine avec une compétence indiscutable les diverses objections qui nous ont été opposées, et il conclut en disant que si les fusions ne sont pas « morphologiquement sexuelles, elles sont du moins physiologiquement équivalentes à la fécondation (2). »

Sur ces entrefaites, nous avions publié une théorie de la sexualité en général qui n'a pas été sans jeter quelque lumière sur les phénomènes reproducteurs (3) ; nous y avions fait rentrer tout naturellement la reproduction sexuelle des Champignons ; aussi, bien que la conclusion de Wager fût toute à notre avantage, nous avons cru nécessaire de fournir une note documentée en réponse à ce savant, pour maintenir notre interprétation sans modification (4).

La chose n'était pas inutile ; car Percy Groom, allant

(1) A. Perrot : *Kernfrage und Sexualitat bei Basidiomyceten*, Stuttgart, 1897.

(2) Wager : *The sexuality of Fungi* (Annals of Botany, t. XIII, 1899).

(3) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série, 1898, p. 263).

(4) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Champignons*, étude critique (Le Botaniste, 7e série, 1900).

plus loin que Wager, cherchait à réunir les phénomènes découverts par nous chez les Champignons supérieurs, dans un mode spécial de reproduction sexuelle, qu'il désignait sous le nom de deutérogamie (1).

Un des arguments principaux invoqués d'abord par Wager était la pluralité des noyaux prenant part à la formation du noyau secondaire de la baside; or, de tous côtés, nos observations sont confirmées : Maire (2), Ruhland (3), Harper (4) montrent que deux noyaux seulement s'unissent, ainsi que nous l'avions indiqué, pour former le noyau de la baside. Wager lui-même, dans une lettre, nous annonce qu'il a pu se convaincre, par ses propres recherches, de l'exactitude de notre observation.

Dans une importante contribution à l'histologie des Basidiomycètes, qui lui a valu un prix à l'Académie des sciences, René Maire constate que notre théorie tend à être unanimement acceptée, en ce qui concerne les Basidiomycètes.

Parmi les conclusions de ce Mémoire, nous citerons les suivantes :

1° Le nombre des chromosomes est constamment de deux dans les noyaux des Basidiomycètes ;

2° La première mitose de la baside présente un nombre variable de protochromosomes jusqu'à la métaphase ; puis ces protochromosomes se transforment en deux chromosomes définitifs ;

3° Le kinoplasma joue un rôle prépondérant dans la sporulation des basides des types supérieurs ;

(1) Percy Groom : *On the fusion of nuclei among Plants* (Transac. and Proceed. of the Bot. Soc. of Edingburg, décembre 1898).

(2) Maire : *Les variations de la baside* (Bull. Soc. Sciences de Nancy, 1901).

(3) Ruhland : *Zur Kennt d. intracellularen karyogamie bei den Basidiomyceten* (Bot. Zeit, octobre 1901).

(4) Harper : *Binucleate Cells in certain Hymenomycetes* (Bot. Gazette, 1902).

4° Utilisation des données cytologiques dans la classification ;

5° Présence de deux noyaux par cellule dans les organes de reproduction les plus différenciés ; ils se divisent simultanément ; pour Maire, leur ensemble constitue une unité morphologique ou synkaron, qu'il assimile au noyau double des Sporophytes et des Métazoaires.

Après avoir analysé brièvement ce travail, M. Prillieux, rapporteur du prix Montagne, s'exprime ainsi : « Peut-on voir dans ces faits la preuve de l'existence d'une fécondation dans les Champignons basidiomycètes ? M. Maire ne le pense pas.

« La fécondation, dans les végétaux supérieurs, là où elle n'est pas contestable, est caractérisée par la fusion de deux noyaux sexuels dont l'union constitue l'œuf. Ce dernier contient un nombre double de chromosomes et donne naissance, par des divisions successives, à toute une lignée de pareils noyaux jusqu'à un stade défini où se produit une réduction numérique des chromosomes dans les noyaux qui sont l'origine d'une nouvelle lignée aboutissant aux noyaux sexuels. Dans les Basidiomycètes, le noyau produit dans la baside par la fusion des deux noyaux associés contenant chacun deux chromosomes donne naissance aux noyaux des spores qui ne contiennent eux aussi que deux chromosomes. Il y a là une différence que M. Maire considère comme essentielle et d'où il résulte que la fusion des noyaux accouplés dans la baside est, selon lui, un phénomène de tout autre nature que celui qui caractérise une fécondation véritable (1). »

Il n'est peut-être pas inutile de faire remarquer que la distinction admise par R. Maire et citée par l'honorable

(1) Prillieux : *Rapport sur le prix Montagne* (Comptes rendus, t. CXXXVII, p. 1121).

rapporteur a été faite pour la première fois et par nous, à la suite de nos recherches sur les Chlamydomonadinées; nous avons établi dans notre théorie de la sexualité deux cas dans le mode de reproduction sexuelle : 1° la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf ; il en résulte que le noyau des cellules contient le même nombre de chromosomes, pendant tout le développement ; 2° il y a un retard dans la réduction chromatique, de telle sorte que les cellules provenant de l'œuf ont un noyau à 2 *n* chromosomes (1).

Dans le premier cas, nous placions les Chlamydomonadinées, les *Ulothrix*, les Conjuguées, les Champignons supérieurs, etc. René Maire réserve pour le second cas seulement le nom de fécondation : c'est une pure question de terminologie et il n'est pas probable que les naturalistes veuillent ainsi restreindre la signification très générale accordée jusqu'ici au mot de fécondation ; mais du fait que ce jeune savant, par suite d'une limitation dans le sens d'une expression qui lui est toute personnelle, n'admet pas la fécondation chez les Champignons, il serait inexact de le considérer comme un adversaire de nos idées ; il est, au contraire, un partisan convaincu de la reproduction sexuelle des Basidiomycètes : elle est caractérisée par la *mixie*, c'est-à-dire par la fusion de deux noyaux à *n* chromosomes, en un noyau à *n* chromosomes ; c'est un type de sexualité, dit-il, analogue à celui des *Cosmarium* et des *Chlamydomonas* ; or bien peu se refuseront à voir dans ce dernier genre le prototype de la sexualité.

Nous pouvons constater, non sans une légitime satisfaction, que si, en ce qui nous concerne, l'Académie des sciences n'a pas encore jugé le moment venu de consacrer la découverte d'une reproduction sexuelle chez les Champignons supérieurs, elle a du moins déjà décerné

(1) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité*, loc. cit.

deux prix sur ce sujet, l'un à notre élève Sappin-Trouffy, l'autre à René Maire, qui s'est inspiré de nos travaux et en a confirmé les principaux résultats.

Du côté des Basidiomycètes, nous ne rencontrons plus guère de contradicteurs : la reproduction sexuelle de ce groupe de Champignons est admise, soit avec l'interprétation que nous proposons, soit avec des réserves qui n'en modifient ni l'importance ni la signification générale. Notons les diverses tendances qui se manifestent ; elles ont leur intérêt.

Pour nous, les deux énergides contenues dans la baside ou la probaside ont la valeur de gamètes : la division simultanée des deux noyaux dans le thalle n'a pas de signification spéciale ; si elle ne s'était pas produite, l'origine différente des noyaux sexuels aurait été obtenue par un autre procédé, comme chez les Ascomycètes. La vésicule qui contient les deux gamètes est une sorte d'oogone, à l'intérieur duquel s'effectuent tous les phénomènes de la formation de l'œuf ; cet œuf germe par l'intermédiaire d'un promycèle ou sans promycèle.

Raciborski et Maire expriment en des termes différents une seconde opinion, qui a son point de départ dans l'indépendance relative que conservent un certain temps les noyaux mâle et femelle, après la fécondation, chez quelques animaux (1). On sait que chez les Cyclops, en particulier, le noyau sexuel, dans ses divisions successives, conserve longtemps une structure double ; au stade de repos, les *pronuclei* sont accolés, mais non fusionnés ; pendant la division, leurs chromosomes font partie du même fuseau, mais ils forment deux groupes distincts. On compare cette disposition à la mitose conjuguée des Urédinées : la réduction chromatique, qui a pour effet de diminuer de moitié le nombre des chromosomes,

(1) Wilson : *The Cell in Devel. and Inheritance.*

se trouverait alors correspondre au stade de fusion nucléaire qui se produit dans la baside. La fécondation, ou le phénomène qui y correspond, serait reportée, dans cette interprétation, au moment où les deux noyaux se trouvent pour la première fois en présence.

Nous avons toujours pensé que les mitoses conjuguées des Urédinées n'ont aucun rapport avec les noyaux doubles provenant de l'œuf dans les Sporophytes ou les Sporozoaires : les premiers ont toujours une indépendance, une individualité propre, que ceux-ci sont loin de poséder. D'autre part, nous avons signalé des mitoses conjuguées dans l'*Arcella vulgaris*, dans le *Trepomonas agilis* (1), et chez les Vampyrelles (2) ; ces mitoses, en particulier les dernières, ne sont certainement pas comparables à la division du noyau à 2 *n* chromosomes ; mais, par contre, elles sont identiques à celles des Urédinées, en ce que les noyaux, quoique se divisant simultanément, sont complètement indépendants et éloignés les uns des autres.

Cette discussion, ainsi que celle qui porte sur l'équivalence physiologique des fusions nucléaires, offre toujours quelque chose d'incomplet, tant qu'on n'a pas recours à la phylogénie même de la fécondation ; mais les Basidiomycètes se prêtaient fort mal à cette recherche, et ce n'est que grâce à l'étude des Ascomycètes que ce point d'interprétation a pu être fixé récemment dans le sens de nos idées.

Les Ascomycètes nous réservaient en effet une rude épreuve, mais ils nous livraient en même temps la solution définitive du problème.

(1) P.-A. Dangeard : *L'organisation du* Trepomonas agilis *et Contribution à l'étude des Diplozoaires* (Le Botaniste, 9e série, 1er fascicule, décembre 1903).

(2) P.-A. Dangeard : *Etude de la Karyokinèse chez la* Vampyrella vorax (Le Botaniste, 7e série, p. 131).

Nous avions été amené, par induction, à découvrir la karyogamie qui s'effectue à la naissance de l'asque ; il était naturel de la comparer à celle qui se produit dans la jeune baside ; une concordance remarquable se trouvait ainsi établie dans tous les groupes de Champignons supérieurs.

Sur ces entrefaites, Harper, nous l'avons vu, signale dans le *Sphærotheca Castagnei* une autre fusion nucléaire, précédant dans le développement celle que nous avions décrite ; comme cette fusion se produit dans les organes considérés comme sexuels par de Bary, toute la théorie de ce dernier revient sur l'eau, avec les caractères que nous lui connaissons.

On n'a pas jusqu'ici d'exemple avéré de deux fusions nucléaires successives dans la série des cellules germinales, soit chez les animaux, soit chez les végétaux ; or, il faut toujours se méfier *a priori* d'une exception de ce genre, surtout quand elle s'applique à tout un groupe ; la fusion nucléaire de l'asque étant reconnue par tous, il était permis d'avoir des doutes sur l'observation de notre contradicteur.

L'erreur à propos du *Sphærotheca Castagnei* est de 1895 ; deux ans après, nous la relevons, en nous entourant de toutes les garanties désirables.

L'espèce est commune : Harper peut donc reprendre ses premières observations, nous rendre justice ou nous couvrir de confusion par une réplique péremptoire. Or, voici comment, sans étude nouvelle, il apprécie notre effort (1) : « Je suis tout à fait convaincu, dit-il, qu'une recherche plus prolongée, avec de meilleures méthodes, aurait conduit Dangeard à trouver les stades qui lui manquent. » Or, il faut bien remarquer qu'à la place des

(1) Harper : *Sexual Reproduction in* Pyronema confluens *and the Morph. of Ascocarp* (Ann. of Botany, vol. XIV, 1900, p. 530).

trois ou quatre stades figurés par Harper, nous en avions fourni cinquante, indiquant tous les changements qui s'opèrent dans le contenu des organes et la structure des noyaux, modifications qu'il n'avait même pas soupçonnées.

Harper continue avec le *Pyronema confluens* ce qui lui a si bien réussi avec le *Sphærotheca ;* il décrit, dans cette espèce, des fusions nucléaires entre les noyaux de l'anthéridie et les noyaux de l'oogone ; ce Mémoire fait grand bruit dans les divers milieux scientifiques, et personne, sauf nous peut-être (1), ne songe un seul instant à mettre en doute les résultats avancés par ce savant.

Il nous faut chercher ce *Pyronema confluens*, l'obtenir dans de bonnes conditions d'étude et refaire le travail d'Harper ; or, pour la seconde fois, nous surprenons ce savant en flagrant délit d'inexactitude (2).

Mais, dans l'intervalle, le coup avait porté : les traités généraux s'étaient emparés des figures d'Harper ; partout, on nous opposait ses observations ; la confiance était telle que les histologistes qui s'occupaient de l'étude des Ascomycètes, ne pouvant mettre en évidence ces fusions nucléaires dans les archicarpes, *supposaient* néanmoins qu'elles avaient lieu.

Nous n'exagérons rien : il nous suffit de citer le Mémoire de Barker sur les *Monascus* et celui de Miss E. Dale sur les Gymnoascées.

Voici comment s'exprime Barker (3). Les noyaux de l'ascocarpe sont relativement nombreux ; il en résulte que lorsqu'on les examine, même en sections, quelques-uns

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs comparée à celle de* l'Actinosphærium (Le Botaniste, 7e série, 1900, p. 273).

(2) P.-A. Dangeard : *Sur le* Pyronema confluens (Comptes rendus, t. CXXXVI, 1903).

(3) Barker, *The Morphol. an Devel. of the Ascocarp. in* Monascus (Ann. of Botany, vol. XVII, 1903).

paraissent toujours superposés ; on a ainsi l'apparence de fusions nucléaires ; une observation attentive permet cependant, dans la plupart des cas, de reconnaître une simple superposition. Les noyaux sont si petits et leur contenu en substance colorable si faible qu'une conclusion ferme relative à leur fusion ne saurait être donnée. Cependant, il est extrêmement probable que des fusions se produisent. Puis, après avoir rappelé les observations d'Harper sur les *Pyronema*, Barker ajoute : « Il y a de fortes présomptions en faveur de fusions par paires entre noyaux mâles et femelles, dans la cellule centrale. »

Barker est un observateur consciencieux ; il a cherché vainement ces fusions nucléaires : il croit qu'elles se produisent réellement parce qu'Harper en a décrit dans des conditions semblables ; mais il ne les a pas vues et il le dit en toute sincérité.

Même impression dans le Mémoire de Miss E. Dale sur les Gymnoascées (1). Dans les *Gymnoascus*, le périthèce débute par deux rameaux qui s'enroulent l'un sur l'autre ; l'auteur pense qu'il s'établit une communication entre eux et que cytoplasme et noyaux se trouvent mélangés ; « sans doute, une fusion nucléaire se produit à ce moment, mais la chose n'a pas été déterminée avec certitude (2). »

Cependant, Barker avait eu la grande obligeance de nous procurer l'espèce de *Monascus* qu'il avait étudiée ; d'un autre côté, Treub nous envoyait de « l'ang quac », substance qui nous permettait d'obtenir le *Monascus purpureus*. Nous pouvions démontrer, quelque temps après, dans une Note à l'Académie des sciences, l'impossibilité de fusions nucléaires dans l'ascogone (3).

(1) Miss E. Dale : *Observations on Gymnoascacæ* (Annals of Botany, vol. XVII, 1903).

(2) Miss E. Dale : *Loc. cit.*, p. 580.

(3) P.-A. Dangeard : *La sexualité dans le genre* Monascus (Comptes rendus, t. CXXXVI, 1903).

Il ne restait donc rien des allégations d'Harper; la théorie de de Bary n'avait pas fait un seul pas depuis la fin de la seconde période ; il était souverainement injuste de continuer à l'opposer à nos découvertes qui, elles, reposaient sur des faits réels et d'un caractère général.

Deux nouveaux Mémoires ont paru sur le genre *Monascus* ; l'un est dû à Ikeno (1), le second a été écrit par Kuyper (2). Les conclusions du premier sont manifestement erronées ; celles du second paraissent se rapprocher des nôtres ; c'est tout ce que nous pouvons dire, étant donnée notre ignorance de la langue néerlandaise.

Du côté des Lichens, on avait repris, les yeux fermés, l'ancienne doctrine de Stahl sur la sexualité des Collemacées.

Baur décrit le carpogone et le trichogyne du *Collema crispum* (3). Cette espèce présente deux variétés : l'une, plus massive, est dépourvue de spermogonies ; son thalle renferme de nombreux ascogones, qui dégénèrent pour la plupart sans se développer en apothécies : dans la seconde forme, les ascogones se développent normalement en apothécies, grâce à la présence de nombreuses spermogonies. Baur est fort perplexe lorqu'il s'agit de préciser la nature de l'acte sexuel. Le trichogyne comprend une longue file de cellules à un seul noyau ; l'ascogone est lui-même composé de cellules uninucléées, et toutes ses cellules prennent part à la formation des hyphes ascogènes. Or, il faudrait une fécondation pour chacune de ces cellules : on ne trouve pourtant qu'une spermatie à l'extrémité du trichogyne et il ne paraît pas probable que le noyau de la spermatie puisse

(1) Ikeno : *Uber die Sporenb. und syst. Stell. von.* Monascus purpureus (Berich. d. deuts. Bot. Gesell., t. XXI, 1903, p. 259).

(2) Kuyper : *De perithecium-outwik. van* Monascus purpureus *Went ent* Monascus Barkeri *Dangeard in verband met de phylogenie der Ascomyceten.*

(3) Baur : *Zur Frage nach der Sexualitat der Collemaceen* (Ber. d. d. Bot. Gesell., 1898).

se diviser pour fournir le nombre d'éléments nucléaires nécessaires à la fécondation. En désespoir de cause, Baur suggère l'idée d'une fusion nucléaire dans la première cellule de l'ascogone seulement; les autres cellules de l'ascogone seraient des cellules auxiliaires qui recevraient chacune un noyau provenant du noyau de l'œuf.

Darbishire, après avoir décrit, dans le *Parmelia pulverulenta* (1), la disposition de l'ascogone et du trichogyne, composés l'un et l'autre de cellules à un seul noyau, reste sur la réserve et se contente de dire que le mode compliqué de fécondation réclame de nouveaux éclaircissements, bien que le procédé indiqué par Baur, à la suggestion de Karsten, soit après tout bien possible; il insiste principalement sur le rôle du trichogyne, qui, selon lui, ne peut jouer le rôle d'organe perforant, au sens de Lindau.

Van Tieghem avait autrefois proposé de considérer le trichogyne comme un organe de respiration; de son côté, Lindau attribue à cet élément un rôle mécanique et le désigne sous le nom de « terebrator » : il servirait à ouvrir le chemin qui permettra à l'apothécie plus tard de venir gagner la surface du thalle : c'est cette opinion que discute Darbishire, en la combattant.

Dans une seconde note, Baur étudie le *Parmelia acetabulum*, l'*Anaptychia ciliaris*, le *Pertusaria communis* et le *Pyrenula nitida* (2); tandis que l'*Anaptychia ciliaris* possède des carpogones distincts, les autres ont des groupes de carpogones à l'origine de chaque apothécie. Nous retrouvons toujours les mêmes hypothèses, au sujet de la fécondation; parmi les ascogones d'un thalle, quelques-uns seulement arrivent à fournir les apothécies; ceux-ci sont donc privilégiés; ils reçoivent une impulsion que n'ont pas les autres; cette réaction est due à l'action d'une

(1) Darbishire : *Ueber die Apotheciumentw. der Flechte* (Jahr. f. wis. Bot., Bd. 34).

(2) Baur : *Ueber Anlage und Entw. ein. Flecht.* (Flora, Bd. 88, 1901).

spermatie sur le trichoygne. Une particularité présentée par le *Parmelia acetabulum* ne milite guère cependant en faveur de cette déduction : dans cette espèce, les trichogynes sont nombreux et situés au voisinage immédiat des spermogonies ; malgré cela, beaucoup de carpogones avortent. Baur en est réduit à invoquer ou bien la nécessité d'une fécondation croisée, ce qui, dans le cas présent, est invraisemblable, ou bien une action nulle des spermaties sur le développement de l'apothécie, ce qui est la vérité.

Funfstück, quoique *partisan de la sexualité chez certains Lichens*, ne semble pas avoir beaucoup d'illusions sur le cas du *Parmelia :* il voit là quelque chose d'analogue à ce qu'il a rencontré chez les *Peltigera* et les *Nephromium* (1) : dans ces deux genres, l'ascogone se développe en apothécie : d'une manière purement végétative il est vrai qu'il n'existe même plus, alors, ni trichogynes ni spermogonies ; l'auteur, qui est au courant de notre première réponse aux travaux d'Harper, reconnaît qu'on ne possède encore aucune preuve de la réalité d'un acte sexuel chez les Lichens.

Nous arrivons à un dernier Mémoire tout récent de Baur, dont voici les conclusions principales (2) :

1° Dans les genres *Parmelia*, *Anaptychia*, *Endocarpon*, *Gyrophora*, *Lecanora* et *Cladonia*, les hyphes ascogènes naissent d'un carpogone semblable à celui des *Collema ;* ces formes sont probablement sexuelles : mais il a été impossible de suivre l'acte sexuel chez aucune espèce, à cause de la petitesse des objets et de la lenteur du développement.

2° Le *Solorina* se comporte comme les genres *Peltigera Peltidea* et *Nephromium* étudiés par Funfstück : ce groupe, selon toute probabilité, est apogame : les trichogynes ont

(1) Funfstück : *Der gegenwartige Stand d. Flectenkunde* (Ber. d. Bot. Gesell., 1902).

(2) Baur : *Unt. über die Entw. der Flechtenapothecien* (Bot. Zeit., 1904).

disparu ; dans le *Solorina*, on ne trouve plus de spermogonies, alors que les espèces du premier groupe en possèdent.

Nous ferons suivre ces conclusions de quelques remarques.

Il est établi qu'aucun fait nouveau n'est venu à l'appui de l'hypothèse d'une sexualité chez les Lichens au sens de Stahl : par contre, on sait d'une façon précise que certains genres forment normalement leurs périthèces sans intervention de trichogynes et de spermaties. Les apothécies ayant les mêmes caractères partout, il est extrêmement probable que pour les unes comme pour les autres, trichogynes et spermaties n'ont rien à voir dans leur développement.

Que si on insistait sur la nature mâle des spermaties, les objections de Moller, qui a obtenu leur germination et leur développement en nouveaux thalles, ont toujours leur valeur ; la parthénogénèse n'est pas un phénomène banal dans l'hétérogamie accentuée : les partisans de la sexualité des Lichens, qui trouvent naturelle cette parthénogénèse des spermaties, se mettraient sans entrain à la besogne, si on leur demandait d'obtenir un thalle de Floridée à l'aide des seuls anthérozoïdes.

Baur nous dit que certains Lichens sont « probablement » sexuels, tout en avouant qu'on ignore tout de l'acte fécondateur : nous demandons qu'il veuille à nouveau développer ses idées sur la manière dont les choses doivent se passer. Admet-il encore la possibilité d'une fécondation pour une seule cellule de l'ascogone et le transport de noyaux aux cellules auxiliaires ? ou bien a-t-il réuni de nouveaux aperçus au cours de ses récentes recherches. La vérité, c'est que toute fécondation par une spermatie est impossible, d'abord à cause du très grand nombre de cellules qu'elle aurait à traverser avant d'arriver à l'ascogone, ensuite, parce que l'ascogone est un complexe de

cellules qui toutes sont susceptibles de fournir des hyphes ascogènes.

Baur aurait été mieux inspiré si, au lieu d'emprunter pour justifier sa thèse, le secours inefficace et trompeur de notre adversaire, il avait consulté et cité nos recherches ; c'était une question de justice, puisque ces recherches sur les caractères histologiques des Lichens sont les premières qui aient été publiées. Il était naturel également de signaler l'opposition que nous avons apportée à tout essai de renouveau dans la théorie de de Bary. En science, on a le devoir de tenir compte à la fois de ses partisans et de ses adversaires. Ainsi, pour ma part, je n'hésite pas un seul instant à reconnaître la valeur des observations de Baur, si on les dégage du parti pris qu'elles reflètent ; nous trouvons dans ses travaux de bonnes descriptions de l'ascogone et des hyphes ascogènes chez un certain nombre de Lichens.

En résumé, si du côté des Basidiomycètes, aucune voix ne s'élevait plus pour contester notre découverte, nous assistons, en ce qui concerne les Ascomycètes, à un formidable mouvement de réaction, dû à une influence que nous serions peut-être autorisé à qualifier de néfaste, si cette influence, en retenant notre attention sur ce sujet, n'avait eu finalement pour résultat de nous permettre d'établir la phylogénie de la fécondation chez les Champignons supérieurs.

La théorie de de Bary, abandonnée à la fin de la seconde période, avait reconquis ses positions ; elle avait même gagné à sa cause un de ses adversaires d'autrefois, Van Tieghem, qui, confiant dans les travaux d'Harper, avait renoncé à ses anciennes objections. On ne parlait rien moins que de retrouver une fusion nucléaire à l'origine de tous les périthèces.

Nous venons de voir les efforts faits en ce sens par Barker, Miss E. Dale, Darbishire, Baur, etc. ; mais ces

tentatives n'avaient pas eu le moindre succès ; il fallait revenir à la conception d'une sexualité disparue chez la plupart des Ascomycètes, à l'idée d'une apogamie presque générale dans le groupe. Quant à fournir la moindre explication des phénomènes de karyogamie de l'asque et de la baside, les partisans de de Bary n'y songent pas, et quelques-uns, comme Baur, trouvent beaucoup plus simple de les ignorer. Si ces partisans avaient pu faire état d'un cas incontesté de fécondation, l'hypothèse d'une apogamie aurait été acceptable ; mais la confiance qu'ils ont dans les exemples du *Sphærotheca* et du *Pyronema*, ne saurait durer longtemps en présence de nos affirmations, qui restent sans réponse.

Pendant que cette opposition à nos idées se manifestait dans les conditions que nous venons d'indiquer, il se passait du côté des Saccharomycètes un fait caractéristique, bien propre à encourager ceux qui nous accordent leur confiance.

Les Saccharomycètes forment un groupe aberrant, et de nombreuses hypothèses ont été faites au sujet de leurs affinités ; beaucoup les considèrent comme des Ascomycètes.

Aussi, après avoir mis hors de doute l'existence d'une fusion nucléaire à l'origine de l'asque, nous avions engagé les histologistes à entreprendre des recherches du côté de l'organe considéré comme asque chez les Levures.

« Dans les Saccharomycètes, nous avons démontré, écrivions-nous, la présence d'un seul noyau dans chaque cellule pendant le bourgeonnement (1) ; mais nous n'avons pas réussi jusqu'ici à observer la formation des asques ou des organes considérés comme tels : *il sera excessivement curieux de voir si, au moment de cette formation*,

(1) P.-A. Dangeard : *Sur la structure histologique des Levures et leur développement* (Comptes rendus, 3 juillet 1893).

la cellule destinée à devenir l'asque renferme deux noyaux opérant leur fusion. On peut *cependant prévoir ce résultat* d'après l'étude très complète que nous avons pu faire de la cloque du pêcher ; ce parasite appartient à une famille voisine des Saccharomycètes, celle des Exoascées (1). »

Or, dès l'année suivante, Schionning (2) décrivait dans le *Schizosaccharomyces octosporus* un mode de formation de l'asque par conjugaison de deux cellules sœurs ; malheureusement, l'auteur ignore comment se comportent les noyaux. Hofmeister (3), en 1900, dans une Note sur le noyau des Levures, constate que les deux cellules destinées à s'unir contiennent chacune un corpuscule chromatique qui représente un noyau ; la fusion des deux cellules-filles est suivie de l'union des noyaux ; l'unique élément nucléaire ainsi formé subit trois bipartitions successives ; autour de chaque noyau, une spore s'organise.

Nos prévisions étaient donc réalisées ; l'asque, chez certains *Saccharomycètes* tout au moins, possédait une origine sexuelle : la formation des spores était précédée d'une fusion de noyaux.

Les *Schizosaccharomyces* forment un groupe particulier de Levures ; leurs cellules se multiplient par division transversale, alors que chez les *Saccharomyces* il y a bourgeonnement.

Or, si l'on en croit les recherches de Janssens et Leblanc, on trouverait également chez les *Saccharomyces* une fusion de deux noyaux dans la cellule-mère de l'asque (4) ; ces deux auteurs observent une première

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 25 juillet 1894, p. 31).

(2) Schionning : *Nouvelle et singulière formation d'asque dans une Levure* (Compt. r. des Meddel. fra Carlsb. Labor., V, 4, 1895).

(3) Hofmeister : *Zum Nachweise des Zellkernes bei Saccharomyces* (Sitz. d. Naturw. med. Ver. d. Bohmen, Lotos, 1900).

(4) Janssens et Leblanc : *Recherches histologiques sur la cellule de Levure* (La Cellule, t. XIV, 1898).

division dans la cellule ; elle tend à introduire dans celle-ci deux noyaux qui, en se conjuguant, transforment cette cellule en un œuf. S'appuyant sur nos travaux, Janssens et Leblanc n'hésitent pas à interpréter l'union des deux noyaux de la cellule-mère de l'asque comme un acte sexuel. Barker, qui a suivi les indications de Janssens et Leblanc sur le mode de culture et le moment propice à l'examen des cellules, a rencontré des aspects semblables à ceux qui ont été figurés par ces savants (1).

Barker a d'ailleurs décrit en 1901, chez une Levure à cellules bourgeonnantes découverte par lui dans le gingembre commercial, une forme de l'asque analogue à celle des *Schizosaccharomyces ;* deux cellules distinctes et indépendantes s'unissent par un canal étroit ; il semble que ce phénomène est accompagné d'une fusion nucléaire (2) ; mais la preuve n'en sera donnée que plus tard (3). Toutefois, Barker n'hésite pas à reconnaître dans cette conjugaison un exemple de sexualité du mode le plus simple. Il propose de désigner cette Levure sous le nom générique de *Zygosaccharomycètes.*

Presque en même temps, Guillermond reprenait l'étude du *Schizosaccharomyces octosporus* (4) ; il confirmait, sans la connaître, l'observation d'Hofmeister sur l'existence d'une fusion nucléaire à l'origine de l'asque : sa description de la structure des noyaux est plus exacte que celles de Barker et d'Hofmeister. Guillermond a étendu ses recherches à plusieurs sortes de Levures (5) ; il a retrouvé

(1) Barker : *On Spore-formation among the Saccharomycetes* (Journal of the Federated Inst. of Brewing, V, 8, 1902, p. 63-66).

(2) Barker : *A conjugating Yeast* (Philos. Transactions of the Royal Society of London, vol. CXCIV, p. 467-485, lu le 6 juin 1901).

(3) Barker : *On Spore-formation*, loc. cit., p. 57.

(4) Guillermond : *Recherches histol. sur la sporulation des Schizosaccharomycètes* (Comptes rendus, 22 juillet 1901).

(5) Guillermond : *Recherches cytologiques sur les Levures* (Paris, thèse, 1902, et Revue générale de Botanique, t. XV, 1903).

des phénomènes d'isogamie avec fusion nucléaire dans le *Schizosaccharomyces Pombe* et le *Schizoccharomyces Mellacei ;* l'apogamie, qui est assez rare dans les deux premières espèces, est assez fréquente dans la troisième, qui possède même une variété complètement apogame.

Les faits dûment constatés d'apogamie chez un *Schizosaccharomyces* ordinairement sexué nous fournissent peut-être l'explication de la controverse qui s'est élevée à propos des Levures ordinaires. Nous avons vu que Janssens et Leblanc avaient signalé un phénomène de karyogamie précédant la formation des spores dans l'asque ; les observations de Barker sont favorables à cette manière de voir. Wager a nié le fait et Guillermond admet également l'absence de karyogamie (1). Il est donc prudent d'attendre, avant de se prononcer, d'autant plus que Janssens, dans un second Mémoire, maintient énergiquement ses premières conclusions.

En résumé, les phénomènes d'isogamie sont indiscutables chez les *Schizosaccharomyces* et les *Zygosaccharomyces*, à l'origine de l'asque, alors que chez les *Saccharomyces* on ignore encore s'il y a karyogamie ou apogamie.

Quoi qu'il en soit, tandis que la théorie de de Bary est impuissante à expliquer la nature sexuelle de l'asque des Levures, la nôtre nous avait permis de l'indiquer par avance.

Un point restait obscur aussi bien pour nous que pour nos adversaires : certains genres réunis fréquemment sous le nom d'*Hemiasci*, comme les *Taphridium* (2), les *Ascoidea* (3), les *Protomyces*, sont dépourvus de périthèce : on ne peut leur attribuer ni archicarpes ni anthéridies ;

(1) Guillermond : *Sur le noyau de la Levure* (Annales Mycologici, vol. II, n° 2, 1904).

(2) Juel : *Taphridium* (Bihang t. K. Svenska Vet-Acad. Handlingar, Bd. 27, 1902).

(3) Popta : *Beitrag zur Kennt. d. Hemiasci* (Flora, 1899).

mais on ne trouve pas davantage de fusion nucléaire à l'origine de l'asque. La difficulté a été résolue par l'étude du nouveau genre *Protascus*, un des nombreux parasites de l'Anguilluie (1) ; l'asque, dans les Hemiasci, dérive du sporange asexuel.

Après avoir été si longtemps sur la brèche, nous aurions pu nous contenter d'assister en spectateur aux efforts infructueux de nos adversaires, d'autant plus que nous étions engagé dans des recherches d'une autre nature également intéressantes (2), mais l'Académie des sciences, désireuse sans doute de mettre en présence les représentants de l'une et l'autre école, avait proposé comme sujet de concours du grand prix des sciences physiques pour 1903 la question suivante :

« Rechercher et démontrer les divers modes de formation et de développement de l'œuf chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes. »

Tous ceux qui auront lu attentivement cet historique jugeront avec nous que notre abstention eût été mal interprétée ; nous eûmes donc l'honneur de soumettre nos travaux au concours. Le rapporteur, M. Van Tieghem, se borna à cette constatation : « Deux Mémoires ont été présentés. La commission estime que, dans l'un comme dans l'autre, la question n'est traitée que d'une façon incomplète »; mais, en même temps, la commission proposait à l'Académie de proroger la date, qui se trouvait reportée en 1906.

Dans un concours comme celui de 1903, qui porte sur une découverte dont l'historique précédent a fait ressortir à la fois l'importance et les difficultés, il n'existe, si l'on écarte toute subtilité d'appréciation, que deux solutions, puisqu'en réalité ne sont en présence que la théorie

(1) P.-A. Dangeard : *Sur le nouveau genre Protascus* (Comptes rendus, t. CXXXVI, 1903).

(2) P.-A. Dangeard : *Introduction à la neuvième série du Botaniste*, décembre 1903.

de de Bary, soutenue par Harper, et nos propres découvertes.

Le sujet du concours porte lui-même sur deux points : *la recherche des divers modes de formation et de développement de l'œuf chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes.*

En ce qui concerne les Basidiomycètes, personne n'a songé à nous contester la paternité de la découverte des phénomènes sexuels : nous avons même eu la satisfaction tout intime de voir le prix Montagne, de cette même année 1903, donné à René Maire, qui, dans sa thèse, s'est montré un chaud partisan de la sexualité des Basidiomycètes ; nous connaissons déjà les adhésions nombreuses venues de tous côtés, y compris celles d'adversaires de la première heure, comme Raciborski. Harper lui-même n'est pas très éloigné de se rallier à notre interprétation. Péchoutre, qui, dans l'*Année biologique*, a la charge de fournir l'impression d'ensemble qui se dégage des travaux particuliers, s'exprime ainsi au chapitre de la reproduction asexuelle : « Des recherches approfondies sur la reproduction par spores des Thallophytes tendent de plus en plus à démontrer que des processus considérés jusqu'ici comme purement asexuels représentent en réalité une sexualité réduite. C'est ainsi que Maire considère la fusion nucléaire de la jeune baside des Basidiomycètes comme un processus sexuel réduit, qu'il désigne sous le nom de mixie. Harper est moins catégorique et n'ose affirmer que cette fusion représente un acte sexuel ; il reconnaît toutefois qu'une telle interprétation a en sa faveur ce fait que la fusion ne se produit pas entre noyaux-sœurs, mais entre noyaux qui, grâce à la mitose conjuguée, sont restés différents pendant de longues périodes d'accroissement végétatif (1). »

Donc, à moins de vouloir attendre un accord unanime

(1) *Année biologique*, dirigée par Y. Delage, 7e année, 1902, p. 102.

et complet, qui n'a probablement jamais existé pour aucune théorie, fût-elle, comme la nôtre, appuyée sur les faits les mieux établis, on est bien obligé d'admettre nos conclusions ; la sexualité des Basidiomycètes est démontrée, et si l'on épilogue, ce n'est plus que sur les détails.

Nous voyons par exemple Blackman, dans un Mémoire que nous voudrions louer sans réserve, essayer d'une diversion qui ne trompera certainement personne (1).

La sexualité comprend trois phases : union des gamètes, fusion des noyaux, réduction chromatique ; le mot fécondation n'a jusqu'ici aucun sens précis. Doit-il servir à caractériser uniquement soit l'union des gamètes, soit la fusion des noyaux sexuels ? En général, les deux phénomènes sont concomitants et alors aucune difficulté n'existe. Mais comme chez un certain nombre d'animaux le noyau de copulation reste double à travers ses divisions successives longtemps après l'union des gamètes, certains auteurs réservent le mot de fertilisation ou de fécondation, à la réunion des cytoplasmes, mâle et femelle, sans se préoccuper du moment où la fusion nucléaire devient complète.

Dès lors, quand il s'agit de Champignons, certains auteurs, par suite d'une fausse analogie, reportent le phénomène de fécondation à l'instant où, dans le développement, les deux noyaux qui vont constituer les deux lignées sexuelles se trouvent pour la première fois en présence.

A diverses reprises, nous avons montré que l'existence des deux lignées indépendantes d'éléments nucléaires constituait un simple moyen pour le mycète d'obtenir une origine différente des noyaux copulateurs : cette origine est obtenue par des procédés qui varient selon les

(1) Blackman : *Of the fertilisation, Alt. of Generations and general Cytology of the Uredineæ* (Annals of Botany, vol. XVIII, 1904).

groupes : nous connaissons ceux de l'*Exoascus* et de la Pézize : dans l'*Aspergillus* et plusieurs autres Ascomycètes, la formation d'un article binucléé se fait par segmentation d'un article à nombreuses énergides. Blackman croit avoir découvert un mode encore différent dans une Urédinée, le *Phragmidium violaceum* : il y aurait, chez cette espèce, émigration du noyau d'un article uninucléé dans un autre ne possédant également qu'un noyau ; l'auteur s'empresse alors de qualifier ce phénomène de fécondation. Si la description de Blackman, malgré son invraisemblance notoire, se trouvait confirmée, nous aurions un procédé de plus dans la mise en présence des deux énergides ; nous retombons dans l'interprétation de Raciborski et de Maire, et nous avons déjà dit pourquoi nous ne pouvions partager l'opinion de ces deux savants, bien qu'elle ne puisse nuire en aucune façon à notre découverte.

Blackman va plus loin et, s'appuyant sur la structure des spermaties, il considère les spermogonies comme des appareils mâles qui ne sont plus fonctionnels : cet auteur fait trop bon marché des expériences qui ont permis d'obtenir chez les Lichens un nouveau thalle à partir de la spermatie.

Puisque l'occasion se présente, nous pouvons sans inconvénient tenter une explication des divers appareils de fructification chez les Urédinées : elle nous est suggérée pas nos recherches récentes sur les Ascomycètes.

Chez les Ascomycètes, sporanges et gamétanges ont été remplacés respectivement par des conidiophores et des gamétophores. Les conidiophores peuvent être de diverses formes dans une même espèce : on ne connait jusqu'ici qu'une seule sorte de gamétophore pour une même espèce.

Les Basidiomycètes répondent au même schéma général ; mais il nous paraît que, si chez les Urédinées, la

spermogonie, par sa place dans le développement, représente un conidiophore, l'écide et l'urédo sont peut-être des gamétophores au même titre que l'appareil à téleutospores : cela expliquerait la similitude de leur origine et de leur structure. Les diplogamètes de l'écide et de l'urédo seraient restés parthénogénétiques, par suite de la *vigueur de leur nutrition*, et l'acte sexuel ne serait intervenu qu'en fin de végétation dans la téleutospore. On aurait ainsi l'explication du cycle réduit des *Endophyllum*, qui serait le cycle normal avec parthénogénèse.

En résumé, *la sexualité des Basidiomycètes ne fait plus aucun doute ; on ne la conteste plus : on cherche seulement à discuter, — sans trop de succès, — quelques points de détails ; l'accord est réalisé sur le fond.*

La question des Ascomycètes est beaucoup plus délicate.

Les partisans de la théorie de de Bary se dérobent en général à la discussion : ils procèdent par aphorismes ; ils feignent d'ignorer les objections qui leur sont opposées (1).

Or, jamais, de notre côté, nous n'avons refusé de répondre aux critiques dont nous avons été l'objet : maintes fois, nous les avons provoquées. Nous avons été plus loin ; nous avons essayé de faciliter à notre principal contradicteur une retraite honorable (2) ; nous avons laissé entendre le tort qu'un plus long silence peut causer, non seulement dans le domaine des idées, mais dans celui des intérêts matériels. Notre appel n'a pas été entendu ; nous aurions mauvaise grâce à insister.

Mais nous ne cesserons de protester quand nous rencontrerons des auteurs négligeant systématiquement les

(1) Consulter à ce point de vue le Mémoire déjà cité de Baur et celui de Davis signalé plus bas.

(2) P.-A. Dangeard : *A propos d'une lettre du professeur Harper* (Le Botaniste, 9e série, 1903, p. 46).

divers éléments de la controverse. Il est naturel, par exemple, d'éprouver quelque surprise, en voyant Davis s'appuyer (1), pour développer ses idées, sur les travaux d'Harper concernant le *Sphærotheca* et le *Pyronema*, sans même prendre la peine de citer la réfutation que nous en avons donnée ; — nous pourrions faire la même remarque lorsque cet auteur utilise les recherches de Barker et de Miss Dale ; son zèle dépasse toute mesure. Nous sommes persuadé, par exemple, que Barker, après la note que nous avons publiée sur les *Monascus*, se garderait bien d'écrire, comme le fait Davis : « Although not positively established, there are good reasons for believing that the numerous gamete nuclei of *Monascus* fuse in pairs as in *Albugo Bliti*, *A. Portulacæ*, and *Pyronema* (1). »

Nous reviendrons sur ce point, car il est de la plus grande importance : l'intérêt des lecteurs exige qu'on les renseigne exactement et complètement ; en leur laissant ignorer les divers éléments de la controverse, on peut se procurer un succès facile, mais il n'est que momentané : tôt ou tard les responsabilités sont établies. Rien n'est si difficile d'ailleurs, en un pareil sujet, que de garder une juste mesure.

Nous avons vu de Bary, à la fin de la seconde période, exprimer avec vivacité son étonnement au sujet de certaines résistances qu'il trouvait injustifiées. Dans cette troisième période, nous nous heurtons depuis longtemps à une hostilité du même genre avec des différences que chacun est maintenant en mesure d'apprécier : plus que de Bary, nous avons cherché à atténuer l'expression de nos doléances, pourtant si justifiées parfois. Si, malgré nos réels efforts, nous n'avons pas su ménager toutes les susceptibilités, nous le regretterons profondément : nos

(1) Davis : *The relationships of sexual organs in Plants* (Bot. Gazette, 1904, v. XXXVIII).

lecteurs savent que nous avons toujours fait passer au premier rang l'intérêt des causes que nous défendons.

En France, où nous pouvions espérer que nos idées rencontreraient dès le début un accueil favorable, une prudence que nous trouvons excessive a longtemps banni des traités de Botanique tout ce qui pouvait tendre à faire connaître et à propager notre découverte : à peine s'est-on décidé à faire çà et là de timides allusions aux faits de karyogamie, en se gardant de toute interprétation.

Si nous avions pu compter sur l'appui d'un savant de grand mérite, dont le nom a été fréquemment mêlé aux controverses de la seconde période, les choses auraient changé de face : à diverses reprises nous avons essayé vainement de le convaincre. Mais Van Tieghem n'a jamais caché, depuis plusieurs années, ses sympathies nouvelles pour la théorie de de Bary. Dans un mémoire qu'il a publié sur l'œuf des plantes (1), la classification des Algues et des Champignons se trouve remaniée d'une manière complète : l'*Eremascus* et le *Dipodascus*, par exemple, se trouvent placés sous le nom d'Eremascinées au voisinage des Desmidinées, tandis que le *Sphærotheca* et le *Pyronema* constituent deux familles différentes réunies avec les Laboulbéninées, les Némalinées, les Banginées, les Œdogoninées, etc., dans les Tomiées hétérogames. Van Tieghem, pour établir ses deux familles des Pyronemacées et des Erysibacées, s'appuie sur les recherches d'Harper concernant le *Sphærotheca* (1895) *et le Pyronema* (1900) qu'il considère comme démontrées ; « malgré des assertions contraires, venues de divers côtés, mais toutes dénuées de preuves jusqu'à présent, ces recherches me paraissent, dit-il, mériter pleine confiance. Il n'est pas moins désirable

(1) Van Tieghem : *L'œuf des plantes, considéré comme base de leur classification* (Ann. sc. nat., Bot., 8e Série, t. XIV, 1901)

qu'elles puissent être bientôt confirmées et étendues aux autres parties de ce vaste sujet » (1).

Ce souhait trouva son expression dans le concours de 1903. On était en droit d'espérer qu'Harper et ses partisans tiendraient à justifier l'espoir qu'on avait fondé sur eux et la confiance qu'ils inspiraient ; le rapporteur était, nous venons de le voir, acquis d'avance à tout essai heureux de généralisation.

Leur abstention a dû surprendre : elle fait contraste avec notre empressement à soumettre au contrôle d'une commission des recherches pour la plupart vérifiées depuis longtemps et acceptées déjà par de nombreux savants.

L'opposition que nous rencontrons a des racines tellement profondes, tellement vivaces, qu'Harper dispose encore en France — le croirait-on — de nombreux alliés ; nous n'en voulons comme preuve que la citation suivante, extraite d'une note publiée par la *Revue générale des sciences* dans son n° du 15 janvier 1904, au titre « Chronique et correspondance ». Dans l'ordre des Ascomycètes, nous connaissons bien, écrit sans ironie l'auteur anonyme de l'article, l'existence des œufs et des spores ; mais les premiers, dans la majorité des cas, et même parfois les secondes, nous laissent très indécis sur leur mode de formation.

« Un grand pas vient d'être fait dans l'étude de leur origine : M. Harper, dans ses remarquables études sur le *Pyronema confluens*, nous montre la formation de l'œuf due, non plus à une cellule comme le fait se présente généralement, mais à un article polynucléé. Sur un rameau du thalle se différencie un oogone, qui prend une forme absolument comparable à celle d'un ballon de chimie, tandis qu'une anthéridie prend naissance à côté et vient s'accoler à la partie mucilagineuse formant le col du ballon.

(1) Van Tieghem : *Loc. cit.*, p. 243.

Ayant dissous la membrane, l'anthéridie introduit son contenu dans l'oogone et donne ainsi naissance à l'œuf. véritable, œuf toutefois qui, dès le début, comme nous venons de le dire, forme un article plurinucléé.

« Le même savant nous a montré par contre l'œuf cellulaire dans le genre *Aspergillus*, cette moisissure si fréquente sur le cuir et dont jusqu'ici nous ignorions la formation ovigène. Il a pu observer la naissance de l'oogone et de l'anthéridie, leur combinaison en une cellule à travers la membrane résorbée et leur enveloppement progressif dans un réseau épais dont la cuticule donne naissance à ce périthèce, en forme de boule jaune, abondant dans les herbiers humides. C'est à ce périthèce qu'on avait autrefois donné le nom d'*Eurotium herbariorum*, le considérant comme un genre à part. Cette découverte offre une importance capitale, car par analogie elle nous permet de soupçonner le même mode de formation chez les genres *Sterigmatocystis*, *Penicillium* et tous les genres voisins dont le mode de croissance est identiquement le même ».

Ayant étudié en détail le développement du périthèce dans les *Aspergillus*, nous étions fixé sur les conditions de sa formation. Mais nous pouvions croire à la lecture de cet article tendancieux qu'Harper avait réalisé pour la troisième fois une fausse synthèse nucléaire analogue à celles du *Sphærotheca* et du *Pyronema*. Heureusement, après renseignements pris, il ne s'agissait que d'un partisan trop zélé qui s'était fait l'écho infidèle d'une leçon sans doute mal comprise.

La chose n'aurait aucune importance si elle ne révélait un état symptomatique des plus curieux; nous retrouvons cette disposition d'esprit, ce qui est plus grave, dans des mémoires qui ont un véritable intérêt documentaire, ceux déjà cités de Baur et de Davis; ces auteurs n'ont rien appris dans cette troisième période; ils affectent de ne tenir aucun compte de nos travaux, ne connaissent pas

le mouvement puissant d'adhésion qui s'y rapporte et que nous avons signalé, ignorent les diverses interprétations proposées et se reprennent à rouler volontairement le rocher de Sisyphe, au grand étonnement de ceux qui conservent le souci des méthodes scientifiques, faites tout entières d'observations exactes, de critiques judicieuses et d'impartialité absolue.

Il est intéressant, à ce point de vue, de voir comment après tous les travaux qui viennent d'être signalés, un disciple attardé de de Bary juge en 1904 la situation ou du moins essaie de la présenter (1) : « Dieser einzig richtige Weg ist schon langst von de Bary gewiesen und ihm und seinen Schülern verdankt die Mycologie die meisten Bausteine dazu. Später in der Aera Brefeld sind alle die hierhergehorenden Fragen, vernachlassigt worden und erst in neurer Zeit sind wir, vor allem dank der amerikanischen Mycologen, Harper, Thaxter u. a wieder ein Stuck vorwarts gekommen (1) ». Lindau, s'appuyant sur nos plus récentes recherches (2), fait bonne justice d'affirmations de ce genre qui tendent à dénaturer complètement l'œuvre de Brefeld.

Baur avoue que nous ne connaissons que très peu d'Ascomycètes dans leur développement complet ; mais ce que nous savons suffirait pour jeter les bases d'un système naturel et pour éclairer la phylogénie des Ascomycètes et des Laboulbéniées. On distingue deux types principaux de sexualité caractérisés par des différences dans l'organe mâle ; dans le premier, celui des *Collema*, du *Polystigma*, les éléments mâles sont des spermaties qui sont portées passivement jusqu'au trichogyne. Dans le second type, le trichogyne va lui-même se mettre en communication avec le carpogone, comme dans le *Pyronema* ;

(1) Baur : *Untersuchungen über die Entw. der Flechten apothecien* (Bot. Zeit., 1904, Heft II, loc. cit. p. 4 du tirage à part).

(2) Lindau : *Naturwis. Wochenschrift*, nº 27, avril 1904, p. 425.

le cas du *Sphærotheca* qui met en présence des organes uninucléés dériverait des *Pyronema* exactement de la même manière que celui de l'*Albugo candida* se rattachant au cas de l'*Albugo Bliti* (1).

On supposerait, en lisant ces lignes, que les phénomènes de fécondation tant cherchés par de Bary et ses élèves dans la seconde période, sont enfin désormais définitivement établis ; les considérations de Baur n'ont de valeur et d'excuse que si elles peuvent s'appuyer sur un cas de fécondation indiscutable.

Or, non seulement on ne connaît aucun exemple de fécondation entre carpogones et spermaties ou entre carpogones et pollinodes, mais les recherches effectuées dans la troisième période montrent l'absence de ce mode de sexualité. Quand Baur nous parle de fécondation dans le *Collema* et le *Polystigma*, il oublie que ses propres investigations prouvent l'impossibilité d'une fécondation de l'ascogone par une spermatie ; un noyau ne traverse pas une vingtaine de cloisons, placées dans le trichogyne, pour arriver devant un organe femelle pluricellulaire dont toutes les cellules vont se comporter de la même manière en fournissant les hyphes ascogènes ; en toutes choses, il faut se garder d'arriver à l'absurde; quant au *Polystigma* cité avec complaisance, personne ne l'a étudié depuis Fisch, et nous savons que ce savant avouait son impuissance à démontrer l'existence d'une fécondation.

Nous ne parlons pas des Laboulbéniées : en admettant que ce soient de véritables Ascomycètes, ce que nous ignorons, la fécondation dans ce groupe, au su de chacun, n'est nullement démontrée ; des raisons d'ordre matériel paraissent même s'opposer à sa réalisation dans les conditions que Thaxter a pu invoquer.

(1) Baur : *Loc. cit.*, p. 5.

Le second type de sexualité invoqué par Baur est celui du *Pyronema* et du *Sphærotheca* : libre à lui de continuer sa confiance aux observations d'Harper ; mais il avait le devoir d'ajouter que nous en contestons formellement l'exactitude.

Les mêmes remarques s'appliquent au récent mémoire de Davis sur les organes sexuels des plantes et leurs relations ; il est non moins curieux et instructif de voir comment un auteur arrive à écarter de la discussion tout ce qui est défavorable à ses idées, alors qu'il admet comme certains des faits absolument controuvés.

Davis, dans sa théorie des cœnogamètes, établit deux classes (1) : dans la première, le protoplasma de chaque élément passe en entier dans les gamètes ; dans la seconde classe, une certaine partie de ce protoplasma est consacrée à une fonction autre que celle de la reproduction. Davis, qui est un excellent histologiste, sait fort bien qu'aucun des genres d'Ascomycètes qu'il place dans l'une et l'autre classe, n'a donné de résultats positifs ; nous ne lui ferons pas l'injure de penser un seul instant qu'il ignore les notes et mémoires qui prouvent l'absence de fusions nucléaires dans les divers exemples qu'il cite et au stade qu'il envisage : aussi n'est-ce pas sans une surprise bien naturelle qu'on lit des déclarations comme celles-ci : les cœnogamètes de la première classe ont pour types les organes sexuels des Mucorinées et des Gymnoascées... *Nous ne connaissons pas* l'histoire des noyaux dans la fusion des gametes, soit chez les Mucorinées, soit dans le *Gymnoascus* ; mais *il y a de bonnes raisons de cıoire* qu'ils s'unissent par paires comme dans les cas semblables présentés par l'*Albugo Bliti* et le *Pyronema ; il est probable* que les conditions présentées dans le *Gymnoascus* se retrouveront

(1) Davis : *The relationships of sexual organs in Plants* (Bot. Gazette, v. XXXVIII, octobre 1904).

chez tous les Ascomycètes inférieurs *Eremascus*, *Eurotium*, *Ceratostoma*, *Sordaria*, *Ascobolus* (1).

C'est donc sur une série d'hypothèses que repose cette première classe de cœnogamètes ; malheureusement ces suppositions mêmes, en ce qui concerne les Ascomycètes, sont complètement erronées, ainsi que nous l'avons démontré dans plusieurs notes à l'Académie des sciences (2).

Les cœnogamètes de la seconde classe seraient mieux étudiés : ainsi le développement des organes sexuels et les phénomènes de fécondation *seraient presque aussi bien connus dans le Pyronema que dans les autres plantes*. Ce n'est pas l'avis exprimé dans certain article auquel Harper n'a pas encore répondu, mais que Davis devrait connaître (3). De même, à propos des *Monascus*, il est peut-être imprudent d'écrire qu'il y a de bonnes raisons de croire à la fusion par paires des noyaux, alors que Barker lui-même est resté hésitant et qu'une note est venue montrer l'absence de ces fusions (4). N'y a-t-il pas quelque chose de choquant à voir poser la question de savoir si les gamètes du *Sphærotheca* forment ou non la fin d'une série représentant la réduction nucléaire d'un cœnogamète, alors que ce genre ne possède aucun gamète au stade considéré (5).

Ce système de la prétérition, comme nous l'appelle-

(1) Davis : *Loc. cit.*, p. 254-255.

(2) P.-A. Dangeard : *Sur le développement du périthèce des Ascobolées* (Comptes rendus, Acad. sc., janvier 1904, p. 223, t. CXXXVIII). — *Sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (Id., p. 642, t. CXXXVIII). — *Observations sur les Gymnoascées et les Aspergillacées* (Id., mai 1904, t. CXXXVIII).

(3) P.-A. Dangeard : *A propos d'une lettre du professeur Harper* (Le Botaniste, décembre 1903).

(4) P.-A. Dangeard : *La sexualité dans le genre Monascus* (Comptes rendus, t. CXXXVI).

(5) P.-A. Dangeard : *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 5e série, 1896-1897).

rons, est depuis longtemps jugé ; il s'est exercé à toutes les époques ; ses résultats sont déplorables ; son action fausse l'opinion et décourage les bonnes volontés ; nous devons protester chaque fois que nous le rencontrons sur notre chemin ou sur celui des autres.

Nous n'hésitons pas à dire que de Bary n'aurait jamais accepté qu'on transformât ainsi les traditions de son école ; à chaque instant, nous avons vu Janczewski, Kihlman, Fisch, Baranetzki, Eidam, avouer leur impuissance à observer la fécondation proprement dite dans les Ascomycètes qu'ils étudiaient ; pendant la seconde période, le souci de l'exactitude primait toute autre considération. Ceux qui se disent aujourd'hui les continuateurs du maître agissent autrement ; cette fécondation est nécessaire à leurs conceptions nuageuses ; ils ne se préoccupent pas d'établir ou de vérifier si elle existe ou non ; ils l'admettent malgré les avertissements qui leur sont prodigués ; ils ne veulent pas nous connaître parce que nos travaux les contredisent, et c'est de gaîté de cœur et en connaissance de cause qu'ils essaient de retarder l'acquiescement général aux doctrines nouvelles.

Celles-ci procèdent d'un esprit bien différent ; elles essaient de rendre à de Bary et à Brefeld la part qui leur est légitimement due dans les travaux d'approche qui ont préparé la découverte de la sexualité des Champignons supérieurs ; nous avons fait de notre mieux pour arriver à ce résultat, et nous espérons avoir réussi. Nous souhaitons que le nouveau mémoire auquel cet exposé sert d'historique mette fin à un antagonisme qui n'a que trop duré, et à des rivalités qui n'ont aucune raison d'être.

Nous avons essayé dans cet historique de reproduire très fidèlement, pour cette troisième période, la marche des événements auxquels nous avons pris une part active ; ceux qui auront le loisir de lire les travaux que

nous avons publiés, et ceux que nous citons dans la bibliographie, verront comment se sont précisées, en dépit de nombreuses résistances, les notions nouvelles que nous possédons actuellement sur la sexualité des Champignons supérieurs.

Il restait à montrer comment cette reproduction sexuelle se rattache à celle des Champignons inférieurs ; dans ce but, nous avons repris tous les exemples étudiés par de Bary et ses élèves pour édifier leur théorie ; nous avons cultivé, à partir de la spore, un grand nombre d'espèces, dont plusieurs nouvelles ; nous en avons fait l'étude histologique aux principaux stades du développement. L'abondance des documents, le désir que nous avions d'être complet et de ne fournir aucune prise aux objections, a retardé le moment de la publication ; mais des notes préliminaires ont fixé de temps à autre la direction de nos recherches et indiqué les principaux résultats obtenus (1).

Nous avons pu, de la sorte, établir les grandes lignes de la phylogénie de la sexualité dans les Champignons supérieurs. Nous allons la résumer ici afin de faciliter la lecture de notre mémoire.

On trouve, à la base des Ascomycètes, deux genres fort intéressants parce qu'ils montrent d'une façon très nette la transition avec les Siphomycètes, c'est-à-dire avec les Champignons non cloisonnés possédant des sporanges et des gamétanges : l'un, dont nous avons déjà parlé, est l'*Eremascus albus*, découvert par Eidam et décrit par lui (2);

(1) P.-A. Dangeard : 1° *Sur le genre Ascodesmis* (Comptes rendus Acad. sc., t. CXXXVII). — *Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs* (Le Botaniste, 9e série, décembre 1903). — *Sur le développement du périthèce des Ascobolées* (Comptes rendus, t. CXXXVIII, 1904). — *Sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (Id., t. CXXXVIII). — *Observations sur les Gymnoascées et les Aspergillacées* (Id., t. CXXXVIII).

(2) Eidam : *Loc. cit.*

le second est le *Dipodascus albidus*, trouvé par Lagerheim (1).

Déjà, de Bary avait été obligé, dans sa classification des divers types de reproduction, de faire une place à part au genre *Eremascus* ; tandis que l'acte fécondateur donne directement, dans ce dernier, naissance à l'asque, partout ailleurs il fournit les hyphes ascogènes supportant les asques.

Le *Dipodascus albidus* venait se ranger tout naturellement à côté de l'*Eremascus ;* deux rameaux contigus et renflés en ampoule se mettent en communication par une anastomose ; à la suite de cette copulation, l'un d'eux se développe directement en un sac produisant de nombreuses spores. Eidam avait comparé l'asque de l'*Eremascus* à la zygospore des Piptocéphalidées : de même, Lagerheim considère comme organes homologues le sac du *Dipodascus* et la zygospore des Mucorinées. Les deux savants s'accordent pour accepter la parenté d'une partie des Ascomycètes tout au moins avec les Zygomycètes.

Juel, dans un mémoire très intéressant, nous donne quelques renseignements sur les phénomènes histologiques qui se passent au moment de la copulation chez le *Dipodascus* (2). Nous voyons que les deux rameaux copulateurs ont la valeur de gamétanges, car ils renferment chacun plusieurs noyaux : après l'anastomose, c'est l'un des rameaux qui se développe en sac. Parmi tous les noyaux, deux seulement sont privilégiés et se fusionneront pour fournir le noyau de l'œuf ; tous les autres sont destinés à dégénérer ; les deux noyaux qui s'unissent viennent sans doute d'un gamétange différent, mais la chose n'est pas certaine. Quoi qu'il en soit, les

(1) Lagerheim : *Dipodascus albidus, eine neue geschl. Hemiascée* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd, 24, 1892).

(2) Juel : *Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbild. bei Dipodascus* (Flora, 1902).

noyaux des spores proviennent directement des bipartitions du noyau de l'œuf.

Juel n'a pu se dégager complètement des idées ambiantes ; au lieu de considérer le sac du *Dipodascus* comme un asque, ce qui n'est pas discutable, il suppose qu'il représente l'ensemble d'un périthèce avec ses asques (1).

Cette dernière opinion ne peut être acceptée : l'œuf du *Dipodascus* se comporte exactement comme celui du *Cystopus candidus* ; il est formé de la même manière aux dépens de deux gamètes privilégiés provenant de gamétanges différents ; le noyau des spores provient de la division du noyau de copulation. La seule différence consiste en ce que, dans le *Cystopus*, l'œuf ne germe qu'après un temps de repos, alors que dans le *Dipodascus* la germination est immédiate ; c'est précisément ce dernier caractère qui différencie l'asque ; nous passons ainsi, par une transition ménagée, des Péronosporées aux Ascomycètes.

Les asques ont la même valeur chez toutes les espèces ; ce sont des sporogones provenant chacun de la germination d'un œuf distinct : si le noyau des ascospores provenait d'un noyau simple, on pourrait accepter l'hypothèse d'une apogamie. Mais ce n'est pas le cas : le noyau des ascospores dérive toujours directement d'un noyau de fusion, d'un noyau double comme dans le *Dipodascus*. Nos adversaires sont donc obligés d'admettre que le noyau double qui est partout la souche des noyaux des ascospores, a tantôt un caractère sexuel (*Dipodascus*), et tantôt un caractère purement végétatif (la plupart des Ascomycètes). Il est beaucoup plus naturel de considérer l'asque comme ayant toujours la valeur d'un sporogone aussi bien chez les *Dipodascus* et l'*Eremascus* que chez les autres Ascomycètes.

Nous connaissons l'objection et nous allons y répondre :

(1) Juel : *Loc. cit.*, p. 54.

pourquoi l'asque est-il porté dans un cas par un seul filament, alors qu'au début il provenait de deux filaments copulateurs ?

L'explication de cette différence est l'histoire même de la phylogénie de la fécondation chez les Champignons supérieurs.

Nous avons montré que la sexualité s'est établie chez les êtres vivants de la manière suivante. L'espèce se multipliait par des sporanges, c'est-à-dire par des sacs, à l'intérieur desquels le protoplasme se fragmente en un nombre variable de corpuscules reproducteurs ; ceux-ci, désignés sous le nom de zoospores, sont le point de départ de nouveaux individus. A un moment donné de l'évolution, il est arrivé qu'après un certain nombre de sporulations les zoospores n'avaient plus l'énergie suffisante pour développer un nouvel individu ; il leur a fallu s'unir par deux en fusionnant leurs noyaux pour retrouver l'énergie nécessaire à la continuation du développement.

A partir de ce moment, on pouvait distinguer des zoospores et des gamètes, des sporanges et des gamétanges (fig. 1) ; le gamétange n'était autre chose qu'un sporange à zoospores affaiblies (1).

Chez les Siphomycètes, la reproduction sexuelle n'échappe pas à ce schéma ; il y a des sporanges et des gamétanges ; mais les gamètes qui chez les Chlamydomonadinées effectuent normalement leur copulation en dehors des gamétanges, sont immobiles chez la plupart des Champignons inférieurs ; ils restent dans les gamétanges, et leur union ne peut s'opérer qu'au moyen d'une anastomose qui fait communiquer les gamétanges ; *l'anastomose, en elle-même, n'a aucun caractère sexuel.*

Si nous prenons les Péronosporées, où le phénomène

(1) Consulter notre *théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série, 1898, p. 263).

est le mieux connu, nous voyons que, dans les gamétanges en présence, tous les gamètes, sauf deux, sont ordinairement sacrifiés au profit de l'œuf qui sera formé aux dépens de ces deux gamètes ; cet œuf germe en un sporange ou sporogone.

Dans le *Dipodascus*, les organes sexuels ont encore tous les caractères de ceux des Péronosporées : il y a deux gamétanges en présence, et tous les gamètes sont également sacrifiés, à l'exception de deux qui, en fusionnant

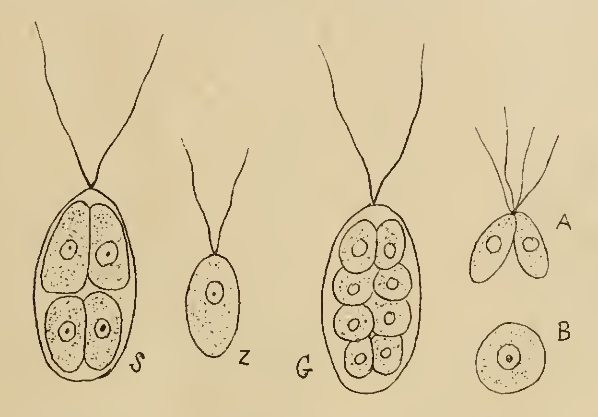


Fig. 1. — Sporanges S. — Gamétanges G. — Zoospores Z. — Copulation des gamètes A B dans une Chlamydomonadinée.

leurs noyaux, donnent le noyau de l'œuf. Mais cet œuf, au lieu de passer par un stade de repos, en s'entourant d'une membrane, germe immédiatement en un sporange ou sporogone qui est l'asque.

La germination immédiate de l'œuf est donc le seul caractère important qui sépare la reproduction sexuelle du *Dipodascus* de celle des Péronosporées ; *l'épiplasme lui-même n'est peut-être ici que le reste des gamètes sacrifiés.*

N'oublions pas que les Ascomycètes sont des Siphomycètes qui, abandonnant le milieu liquide, deviennent des Champignons aériens ; or l'histoire de la sexualité est

là pour nous montrer l'importance d'un tel changement ; il a fallu une adaptation spéciale dont nous pouvons suivre les grandes lignes chez les Ptéridophytes, les Gymnospermes et les Phanérogames.

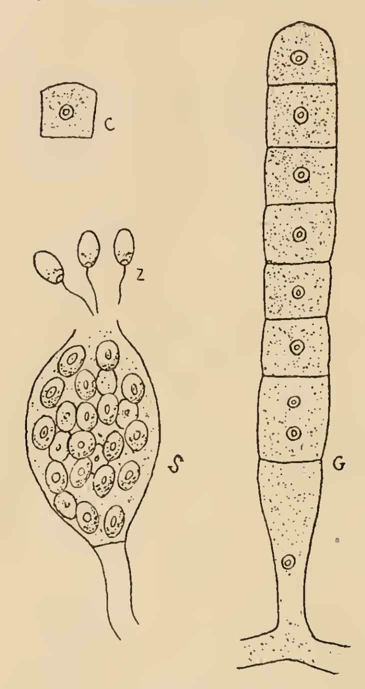


Fig. 2. — Sporange S et conidiophore G. — L'ensemble des zoophores Z du sporange S correspond à l'ensemble des conidies C du gamétophore G.

Il n'est donc pas étonnant que le même effet ait produit les mêmes causes chez les Champignons.

D'un côté, nous voyons le sporange transformé en conidiophore ; *l'ensemble des spores d'un conidiophore correspond aux spores d'un sporange* (fig. 2).

Mais le gamétange, nous le savons, est l'équivalent d'un sporange, rien d'étonnant à ce qu'il ait subi une différenciation analogue et se soit développé en un gamétophore ; *l'ensemble des gamètes du gamétophore correspond aux gamètes d'un sporange, c'est entre eux que doit s'effectuer la fécondation.*

Si les deux gamétanges en présence s'étaient différenciés *chacun en un gamétophore, avec gamètes s'unissant de l'un à l'autre, il n'y aurait pas eu la moindre difficulté dans l'interprétation* ; la difficulté n'existe que parce que *l'un des deux gamétophores seul s'est développé et que l'union des gamètes a lieu sur le même gamétophore* (fig. 3).

L'objection tombe pourtant d'elle-même, lorsqu'on entre plus avant dans l'examen des faits.

Pour qu'il y ait formation d'un œuf, il n'est nullement

nécessaire que les gamètes appartiennent à des gamétanges différents ; on connaît de nombreux exemples où la copulation s'effectue entre gamètes d'un même gamétange (*Ulothrix*, *Chlamydomonas*, etc.).

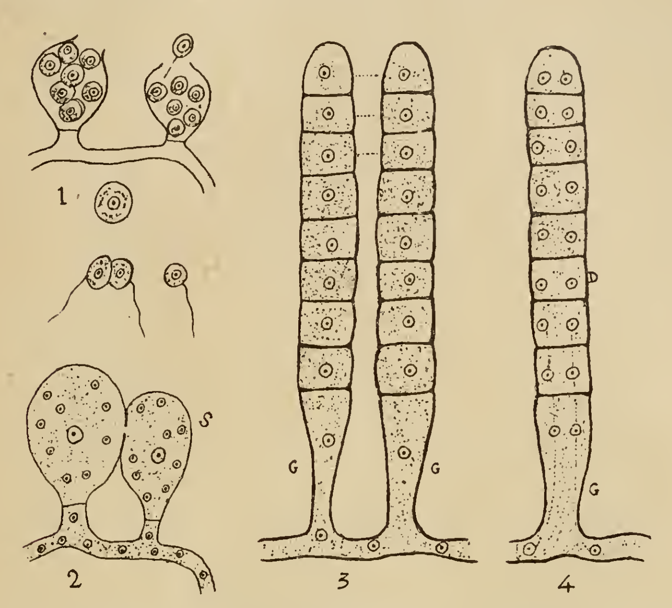


Fig. 3. — 1. Schéma de la reproduction sexuelle telle qu'elle doit se produire entre gamètes provenant de deux gamétanges. — 2. Modifications se rencontrant chez les Péronosporées ; chaque gamétange possède un gamète privilégié ; le gamète de l'anthéridie traverse le pore de communication et va se fusionner avec celui de l'oogone. — 3. Deux gamétophores en présence : normalement l'union devrait se produire entre gamètes, provenant de gamétophores différents. — 4. Modification introduite, permettant l'union des gamètes sur le même gamétophore.

On est donc absolument autorisé à affirmer que l'œuf *peut également se former aux dépens des gamètes d'un même gamétophore* (fig. 3, 4).

Prenons le *Dipodascus* de tout à l'heure : les noyaux de chaque gamétange proviennent fréquemment d'un même article (fig. 4) : il est naturel de supposer que les deux noyaux copulateurs sont passés par un gamétange différent ; mais en quoi la sexualité serait-elle troublée, si

par hasard ou autrement ces deux noyaux avaient suivi la même direction ? *Le second gamétange n'aurait plus de rôle sexuel à remplir ; tout se bornerait à une question de nutrition ; cet organe devenu inutile pourrait même disparaître sans inconvénient : c'est ce qui est arrivé chez la plupart des Ascomycètes.*

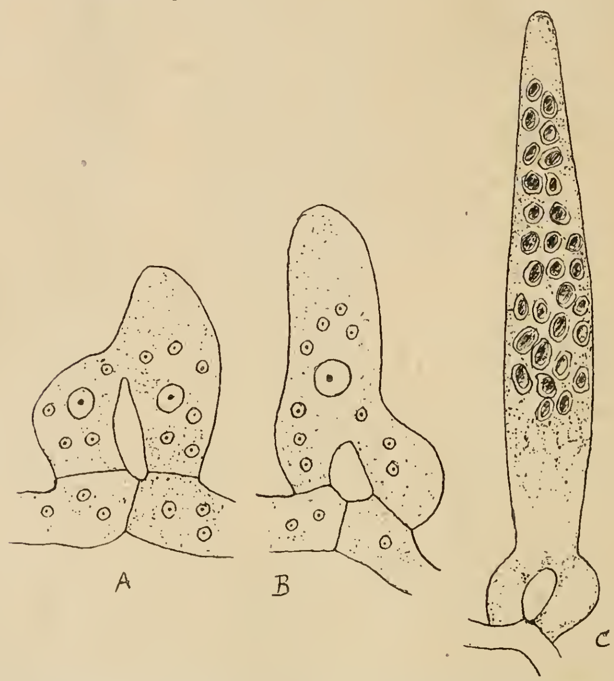


Fig. 4. — *Dipodascus albidus.* — Reproduction sexuelle analogue à celle des Péronosporées ; elle en diffère par la germination immédiate de l'œuf en asque C.

Au moment de la différenciation en gamétophore, *c'est le seul gamétange utile qui a subi la différenciation ; le second n'a laissé que des traces* (fig. 5), *et il a même fini par disparaître complètement* : voilà toute l'explication des insuccès de de Bary et de ses élèves, cherchant une fécondation dans des organes qui sont transformés ou en voie de disparition ; *ce sera toutefois l'honneur de de Bary d'avoir soupçonné une partie de la vérité alors que beau-*

coup n'accordaient à ses archicarpes et à ses anthéridies qu'une valeur purement végétative.

Nous trouvons donc chez les Ascomycètes un seul gamétophore, avec des traces çà et là du second rameau dont le rôle n'a plus rien de sexuel; il contribue sans doute, lorsqu'il persiste, à assurer une meilleure nutrition du gamétophore ; mais ses noyaux n'ont plus rien à voir avec la fécondation. Déjà chez beaucoup d'Ascomycètes, il est devenu inutile et a disparu complètement ; sa présence n'est connue chez aucun Basidiomycète.

L'intérêt tout entier se concentre sur le gamétophore. La copulation entre gamètes provenant de gamétanges différents a pour résultat d'obtenir une parenté plus ou moins éloignée des noyaux copulateurs : le même but, c'est-à-dire, l'origine différente des noyaux sexuels, est atteint d'autre manière, dans le gamétophore unique, fig. 5.

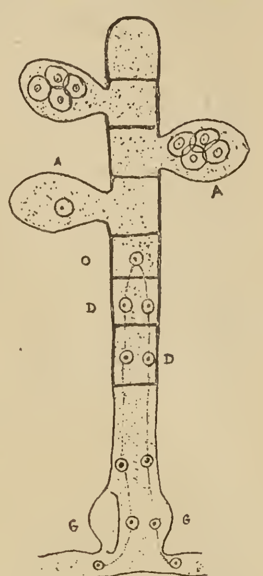


Fig. 5. — Schéma d'un gamétophore d'Ascomycète, avec la fusion O des diplogamètes D et la germination en asques A; à la base, trace du second gamétange stérile.

On connaît même deux procédés différents chez les Ascomycètes : l'un est réalisé par une série de mitoses conjuguées comme dans les *Exoascus;* le second par une formation en crochet, comme chez les Pézizes.

Chez les Urédinées, l'origine commune des noyaux copulateurs est reportée très loin, jusqu'à l'écide, à partir de laquelle les mitoses conjuguées se continuent sans interruption jusqu'à la téleutospore.

Dans tous les cas, *l'œuf résulte de l'union de deux énergides, de deux gamètes, renfermés sous la même membrane, et il germe en un asque ou en une baside.*

La germination en asque est le seul caractère ancestral nettement conservé : l'analogie avec le sporange est tellement évidente que Brefeld n'a pas manqué d'y insister longuement au cours de ses laborieuses recherches.

La germination en baside représente un nouveau progrès d'adaptation à la vie aérienne ; le sporange provenant de l'œuf, a résisté chez les Ascomycètes à une différenciation en conidiophore, semblable à celle du sporange ordinaire : chez les Basidiomycètes, au contraire, ce sporange est devenu un conidiophore.

D'après cela, il semble certain que les Basidiomycètes sont supérieurs dans l'évolution aux Ascomycètes : cela explique l'absence du second rameau stérile à l'origine de leur gamétophore. L'un et l'autre groupe dérivent des Siphomycètes : on arrivera sans doute à savoir plus tard si l'origine est distincte ou si les Basidiomycètes ne sont qu'un rameau des Ascomycètes, détaché de bonne heure et ayant évolué parallèlement.

Les organismes inférieurs, Protophytes et Protozoaires offrent aux naturalistes une mine inépuisable de découvertes : l'élan est donné dans tous les pays, et personne ne songe à en contester l'opportunité.

La France conservera, nous l'espérons, dans ce mouvement, le rang que lui ont donné les travaux de Dujardin, de Tulasne, de Thuret et Bornet, de Renault, de Van Tieghem, etc.

L'étude de la Cryptogamie a été officiellement consacrée par la création récente d'une chaire au Muséum : il s'agit là d'une mesure sage et prévoyante. On pourrait peut-être toutefois regretter le caractère de classification pure qui lui a été attribué, si d'autres créations ne devaient dans l'avenir donner aux recherches sur l'organisation et le développement des organismes inférieurs la part qui leur revient si légitimement.

PREMIÈRE PARTIE

LES ANCÊTRES DES CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS.

La marche générale de l'évolution à la surface du globe qui nous montre un perfectionnement continu de l'organisation des êtres et de leurs fonctions, semble indiquer tout d'abord comme « ancêtres des Champignons supérieurs » les Champignons de structure plus simple, de développement plus réduit que nous désignons habituellement sous le nom de Champignons inférieurs ; si, partant de ces derniers, nous arrivons par des transitions ménagées et nombreuses aux précédents, notre conviction s'affermira davantage ; si, de plus, nous réussissons à retrouver les causes qui ont modifié progressivement ces êtres et leurs fonctions, le doute aura disparu de notre esprit, et nous essaierons de communiquer aux autres notre impression.

Depuis la publication de nos premières recherches sur les organismes inférieurs où nous rattachions déjà les Champignons inférieurs aux Monadinées zoosporées, en montrant qu'une simple différence dans le mode de nutrition les séparait, nous n'avons cessé de nous intéresser aux diverses causes qui ont présidé à la constitution de tel ou tel groupe d'Algues ou de Champignons. Dans ces essais de reconstitution, nous n'avons jamais eu jusqu'ici — et nous en sommes surpris — à renverser ce que nous avions construit la veille, à renier nos idées anciennes pour en émettre de nouvelles ; les déductions semblent s'enchaîner et se compléter. Pour ne citer qu'un

exemple, celui de la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs, nous verrons qu'il corrobore jusqu'à l'évidence l'opinion que nous avons toujours professée sur l'origine monophylétique de la série incolore des Mycètes et son indépendance à l'égard de la série verte des Algues et des Chlorophytes.

Nous n'ignorons pas qu'il existe une tendance opposée d'après laquelle l'antique distinction entre Algues et Champignons ne répondrait plus à aucun objet ; cette distinction serait contraire aux affinités réelles de ces êtres : par suite, les diverses familles qui les réunissent pourraient être sans inconvénient mélangées et dispersées suivant un ordre qui indiquerait mieux leur parenté réelle ; cette nouvelle classification invoque aussi les phénomènes de reproduction sexuelle et plus particulièrement l'œuf de la plante.

Entre ces deux conceptions si opposées, il en existe d'autres moins intransigeantes, et, comme toutes se réclament de savants autorisés, nous avons le devoir de n'en négliger aucune.

Nous allons essayer de marquer nettement les différences qui caractérisent ces diverses théories sur les affinités réciproques des Champignons et des Algues.

La théorie qui semble avoir recueilli jusqu'ici le plus de suffrages est celle qui consiste à admettre tout au moins pour les Champignons inférieurs une descendance directe des Algues filamenteuses.

De Bary est un de ceux qui ont le plus contribué à répandre cette notion : ainsi, il considère la série principale des Champignons ou série des Ascomycètes, composée des Phycomycètes, des Ascomycètes et des Urédinées, comme issue directement des Algues ; chez ces mycètes, les stades du développement sont homologues avec ceux des Algues, dont ils descendent phylogénétiquement. Les autres groupes de Champignons, spécialement les Ustila-

ginées et les Basidiomycètes ne peuvent prendre place jusqu'ici dans cette série principale, bien qu'ils se relient à certains de ses membres par plusieurs lignes qui divergent ensuite latéralement (1).

Dans son « Essai de classification », daté de 1881, de Bary plaçait le point d'attache de la série des Champignons sur celle des Chlorosporées, près des *Œdogonium* et des *Cylindrocapsa*. D'après lui, « chacune des quatre séries des Chlorosporées, des Phéosporées, des Floridées et des Champignons est une série fermée ; aucune d'elles ne peut être intercalée dans une des autres sans en détruire violemment l'ensemble. Il y a parfois une certaine ressemblance entre les termes les plus inférieurs de deux séries, mais il n'y a aucun rapport entre les termes les plus élevés. Les Phycomycètes les plus simples, tels que les *Pythium*, pourraient très bien, si on les considérait seuls, être rangés parmi les Chlorosporées, et cela avec autant de raison que les *Monotropa* parmi les Ericacées. Mais les *Erysiphe*, les *Eurotium*, les *Ascobolus*, qui continuent la série des Champignons commençant au *Pythium*, n'ont plus avec les Chlorosporées le moindre caractère commun. En un mot, les quatre séries ci-dessus sont séparées les unes des autres ; elles marchent côte à côte avec une divergence variable, *mais, si rapprochées qu'elles paraissent, elles ne peuvent être intercalées l'une dans l'autre* (2). »

De Bary est donc un partisan de l'origine monophylétique des Champignons ; mais, comme il admet que l'ancêtre mycète est une *algue qui a perdu sa chlorophylle*, il se place dans des conditions assez défavorables pour la discussion ; car on ne va pas manquer de lui objecter que cette transformation a pu se produire à *divers niveaux*

(1) De Bary : *Morphologie und Physiologie der Pilze*, 2e édition, p. 130, 142.

(2) De Bary : *Zur Syst. der Thallophyten* (Bot. Zeit. 1881).

chez les Chlorosporées et même chez les Floridées. On arrive ainsi fatalement à l'hypothèse d'une origine polyphylétique. De Bary lui-même ne résistera qu'incomplètement à cette alternative.

En effet, ce savant reconnaît plus tard la ressemblance qui existe entre les Chytridinées dépourvues de mycélium et les Algues protococcacées, telles que les *Characium*, *Chlorochytrium*, etc., et il est amené à se demander si elle est l'expression d'affinités phylogénétiques ou d'une simple adaptation (1).

Dans le cas où ces Chytridinées se détacheraient réellement des Protococcacées, on est amené à poursuivre la filiation en passant par le *Polyphagus Euglenae* et les Ancylistées, jusqu'aux Mucorinées, et alors on se trouve au milieu de Champignons qu'on était tout à l'heure disposé à rattacher aux Algues filamenteuses. Autrement, il faut subdiviser les Chytridinées en plusieurs groupes, dont les uns, étant dépourvus de mycélium comme les Olpidiées et les Synchytriées, proviennent des Protococcacées, alors que les autres, tels que les Rhizidiées et les Cladochytriées, auraient un lien phylogénétique avec les Mucorinées et les Ancylistées (2).

Les opinions vont se donner beau jeu avec ces Chytridiacées ; quelques-uns les rapprochent des Myxomycètes (3), d'autres incorporent les Monadiens aux Champignons, augmentant ainsi la confusion existante (4).

En 1886, dans notre thèse de doctorat, nous montrions que l'origine des Chytridinées doit être cherchée dans les Monadinées zoosporées ; elles s'en détachent par une

(1) De Bary : *Morph. und Biologie der Pilze,* 2e édition, p. 183.

(2) De Bary : *Morphologie und Biologie der Pilze*, p. 183.

(3) M. Cornu : *Affinité des Myxomycètes et des Chytridinées* (Bulletin Soc. bot. de France, t. XIX, 1872).

(4) Klein : *Vampyrella* (Bot. Centr. 1882). — Van Tieghem : *Traité de Botanique.*

simple modification du mode de nutrition, au niveau du *Sphaerita endogena* (1). Les Champignons prennent ainsi naissance aux dépens de flagellés, tels que les *Pseudospora*, et évoluent ensuite d'une manière tout à fait indépendante de celle des Algues.

On se trouve donc en présence de deux théories principales, celle de de Bary et la nôtre, celle qui relie les Champignons aux Algues et celle qui fait dériver les Mycètes des Monadinées zoosporées ; l'une invoque la disparition de la chlorophylle sous l'influence du parasitisme ; l'autre ne fait intervenir qu'une modification du mode de nutrition.

Nous devons examiner séparément l'une et l'autre hypothèse et essayer de déterminer celle qui est la plus conforme aux données que nous possédons actuellement tout à la fois sur la marche de l'évolution des Champignons, sur leur structure et leur reproduction.

La théorie soutenue par de Bary ne pouvait être que difficilement maintenue dans les limites tracées par ce savant ; elle devait fatalement entraîner tôt ou tard à la dislocation complète du groupe des Champignons.

De Bary avait déjà protesté contre la réunion effectuée par Sachs des Ascomycètes et des Floridées dans un même groupe (2) ; ce n'était pourtant là qu'un premier pas, qui allait être suivi de beaucoup d'autres. En 1896, Sachs maintient ce rapprochement : il propose de diviser les Thallophytes en cinq groupes primitifs : Cyanophycées, Phéophycées, Rhodophycées, Conjuguées et Siphonées ; *les Phycomycètes se rattacheraient vraisemblablement aux Siphonées* et les *Ascomycètes aux Rhodophycées*, tandis que les affinités des Basidiomycètes resteraient douteuses (3).

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les organismes inférieurs* (Annales Sc. nat., Bot., t. IV, 1886).

(2) Sachs : *Lehrbuch der Botanik*, 4e édition, Leipzig, 1874.

(3) Sachs : *Physiologische Notizen*, X (Flora, Bd. 82, 1896).

Le *rattachement des Phycomycètes aux Algues vertes* s'appuie sur des analogies incontestables qui existent entre diverses familles d'algues et de champignons. Quant au mode de reproduction, il est bien certain, par exemple, que le mode de formation de l'œuf dans une Vaucherie rappelle celle que l'on observe chez les *Peronospora* ; la ressemblance est encore augmentée du fait que, dans les deux cas, la structure du thalle est continue, sans cloisons. Il peut y avoir aussi quelque rapport entre l'organisation et le développement des *Œdogonium* et celui des *Monoblepharis* ; mais il ne faudrait cependant pas exagérer et aller, comme on l'a fait quelquefois, jusqu'à comparer la zygospore des Conjuguées à celle des Mucorinées : nous avons montré que chez les Mucorinées les rameaux copulateurs en présence renfermaient de nombreux noyaux (1), et les travaux les plus récents n'ont pu que confirmer cette indication.

On doit se demander si les analogies et les ressemblances dont nous venons de parler sont *l'expression d'une parenté directe* ou simplement le *résultat d'une évolution de deux séries parallèles indépendantes* ayant pour ancêtres des Flagellés à sporanges, tels que les Monadinées zoosporées et les *Polytoma*.

Les Bryophytes et les Ptéridophytes peuvent nous fournir un terme de comparaison intéressant : on enseignait encore récemment que les Fougères dérivaient des Mousses, par le moyen d'une différenciation progressive du sporogone se transformant en sporophyte. Or nous avons prouvé que les deux groupes sont complètement indépendants l'un de l'autre (2) ; ils forment deux séries parallèles d'importance inégale, et les ressemblances

(1) P.-A. Dangeard : *Considérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycètes* (Le Botaniste, 4e série, p. 255).

(2) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6e série).

qu'ils présentent sont simplement le legs d'un ancêtre commun, d'une algue plus ou moins voisine des *Coleochaete*.

Nous pensons qu'il en est de même entre Algues et Champignons.

Nos recherches ont montré que la reproduction sexuelle s'est introduite dans le développement par une modification du sporange et de la spore qui, dans certaines conditions, sont devenus respectivement gamétange et gamète (1).

Dans l'hétérogamie, le gamétange et les gamètes ont pris diverses formes qui sont fonction tout à la fois de la structure du thalle et du milieu environnant.

Le thalle, de son côté, passait de la forme sphérique primitive à la forme filamenteuse ; celle-ci, d'abord continue, ne tarde pas à se cloisonner (2).

Il nous semble naturel que, dans ces conditions, avec deux séries indépendantes *ayant pour ancêtres communs des Flagellés globuleux*, le thalle présente aux divers niveaux des *aspects assez voisins dans les deux groupes* : il serait plutôt extraordinaire que dans les *diverses adaptations du sporange et du gamétange*, on ne puisse en rencontrer de *semblables à la fois chez les Algues et chez les Champignons*.

Pour nous, c'est là qu'il faut chercher l'explication des analogies qui ont conduit à rattacher les Phycomycètes aux Algues. Si cependant on adopte l'hypothèse d'une filiation directe, il faut alors répondre aux diverses objections qu'elle soulève.

N'existe-t-il qu'un point d'attache, comme le voulait de Bary, ou au contraire en accepte-t-on un grand nombre :

(1) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série, p. 263).

(2) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6e série).

au niveau des Protococcacées pour les Chytridiacées inférieures, au niveau des Vaucheries pour les Péronosporées, à côté des Conferves, pour les *Monoblepharis*, etc. ? Que fait-on alors des affinités entre Chytridiacées et Monadinées zoosporées, si manifestes que plusieurs auteurs n'ont pas su faire la distinction entre les êtres appartenant à l'une ou à l'autre de ces familles ? Nous savons, en effet, que Nowakowski décrivait sous le nom de *Chytridium destruens* un organisme que nous avons dû reporter dans les Monadinées zoosporées (1) ; nous voyons également que Sorokin confondait dans la même sous-famille des Monadiens les Vampyrellées, Monadinées et Chytridiacées (2). Il a fallu que divers travaux sur les organismes inférieurs viennent marquer le point de départ exact et l'origine des Chytridiacées (3).

En persistant à rattacher les Phycomycètes aux Algues, on est obligé de renoncer à une parenté directe entre les Chytridiacées, Péronosporées, Saprolégniacées et Mucorinées. Cependant, il paraît évident que le sporange dans ces diverses familles dérive de celui des Chytridiacées ; il a partout des caractères identiques, et quand il se modifie, comme chez les Mucorinées, nous en découvrons immédiatement la raison. Si diverses familles d'Algues avaient pris part à la phylogénie des Champignons, elles leur auraient transmis leur propre sporange ! La reproduction asexuelle, au lieu de présenter un type uniforme, serait calquée sur les différents modes de sporulation que nous observons chez les Chlorophycées. De plus, les champignons, s'ils descendaient réellement des

(1) Nowakowski : *Beitrag. zur Kenntniss der Chytridiaceen* (Cohn's Beitrage, II, 1877).

(2) Sorokin : *Aperçu systématique des Chytridiacées récoltées en Russie et dans l'Asie centrale* (Archives Botaniques du Nord de France, Paris, Octave Doin).

(3) P.-A. Dangeard : *Notice bibliographique* (Le Botaniste, 4e série, p. 91).

Algues, posséderaient de l'amidon dans leurs cellules, au moins chez quelques-uns de leurs représentants.

Toutes ces raisons nous portent à repousser l'hypothèse d'une parenté directe des Phycomycètes et des Algues ; il est encore plus difficile, selon nous, de relier les Ascomycètes aux Floridées, ainsi que le demande Sachs et avec lui un grand nombre d'auteurs.

Le *rattachement des Ascomycètes aux Floridées* repose presque uniquement sur le mode de sexualité attribué par Stahl aux *Collema* (1) ; cet auteur a en effet décrit chez ces plantes un trichogyne et un sporocarpe analogue à celui des Floridées.

La chose n'a jamais été prouvée ; elle est matériellement fausse, et cependant elle a exercé et exerce encore une influence considérable sur l'opinion.

On aurait pu croire que de Bary se serait rallié le premier aux conséquences qui découlent du mémoire de Stahl ; il se contente de faire rentrer le cas des Lichens dans sa propre théorie de la sexualité des Ascomycètes, mais sans vouloir en tirer argument en faveur d'affinités avec les Floridées.

De Bary insiste avec raison sur les affinités qui relient les Ascomycètes inférieurs aux Péronosporées et aux Mucorinées ; il s'appuie pour cela sur les ressemblances qui existent entre les organes de la reproduction dans ces groupes : toute sa théorie de la sexualité chez les Ascomycètes repose sur les homologies des archicarpes et des anthéridies avec les gamétanges des Péronosporées et les rameaux copulateurs des Mucorinées. En discutant la phylogénie des Ascomycètes, de Bary se prononce pour l'unité du groupe et pour une commune origine. Toutes ces vues sont très justes et elles n'ont rien perdu de leur actualité ; il n'a manqué à de Bary

(1) Stahl : *Beitr. zur Entw. d. Flechten*, I, Leipzig, 1877.

que très peu de chose pour toucher au but : ce savant a même soupçonné l'interprétation que nos travaux ont permis d'attribuer à l'asque : « Die Homologien gehen bis zum Archicarp. Mit dessen Weiterenwickelung horen sie auf, wenn man nicht etwa auch noch die bei der Keimung direct Schwarmsporen bildende Oospore von *Cystopus* einem Ascus vergleichen mag » (1).

De Bary prévoyait sans nul doute le danger que pouvait faire courir à ses propres conceptions l'idée d'une filiation nouvelle, venant s'ajouter à celle qu'il professait déjà au sujet des Ascomycètes.

Mais il ne lui était pas possible d'endiguer le courant; et à la suite de Sachs, la plupart des auteurs admettront des affinités étroites entre Floridées et Ascomycètes.

Zopf s'exprime à ce sujet de la manière suivante : « Aehnliche Verwandschafts beziehungen, wie sie zwischen Phycomyceten und gewisse Algen (Siphoneen) bestehen, scheinen auch zwischen Mycomyceten und gewissen anderen Algengruppen vorhanden zu sein, speciell zwischen den Schlauchpilzen (Ascomyceten) und den Rothtangen (Florideen) und zwar mit Rucksicht auf bestimmte Formen der Frutification » (2).

Les remarquables travaux de Thaxter sur les Laboulbéniacées ont donné un renouveau d'actualité à la discussion (3) ; dans cette famille, la reproduction sexuelle, telle que la comprend ce savant, ne peut être comparée qu'à celle des Floridées. Toutefois, il serait prématuré d'en tirer aucune conséquence : les Laboulbéniacées ne sont rangées qu'avec doute parmi les Ascomycètes ; de plus, l'interprétation des phénomènes reproducteurs qui leur sont attribués, laisse prise à une grande incertitude.

(1) De Bary : *Morphol. und Biologie*. loc. cit., p. 252.

(2) Zopf : *Die Pilze* (Handbuch der Botanique, IV, p. 272).

(3) Thaxter : *Monographie des Laboulbéniacées* (Mém. Amer. Acad. Sc., XII, 1895).

Cependant des constatations faites de divers côtés rendent incontestables les affinités entre les Ascomycètes inférieurs et les Oomycètes. Il est impossible de ne pas reconnaître que le *Dipodascus*, par exemple, emprunte sa reproduction sexuelle aux Péronosporés ou à un type voisin (1) ; comme le *Dipodascus* et l'*Eremascus* conduisent directement aux Gymnoascées, Périsporiacées, etc., les partisans d'une parenté avec les Floridées se trouvent plutôt dans l'embarras.

Si une seconde racine vient des Floridées, il faut admettre que les Ascomycètes se greffent sur deux groupes primitifs ayant l'un et l'autre des ancêtres différents ; tandis qu'ils sont en contact direct avec l'un, ils ne se relient au second, celui des Chlorophycées, que par l'intermédiaire des Oomycètes. Comment veut-on qu'avec une origine aussi dissemblable, tous les Ascomycètes aient pu acquérir un organe comme l'asque, ayant même origine, même structure, même fonction et une place identique dans le développement ? Quelle signification accordera-t-on à cet organe ? D'où vient-il ? est-ce un sporange modifié ? Dans ce cas, la reproduction sexuelle qui se trouve déjà représentée par les conidiophores, existera en double. En ne voulant pas considérer l'asque comme un sporogone, on se heurte à des impossibilités. La *fixité des caractères de cet organe* est une *preuve certaine d'une communauté d'origine pour tous les êtres qui le possèdent ;* à titre de sporogone, il fait partie du cycle normal ; comme on connaît d'autre part sa filiation aux dépens du sporogone des Oomycètes, on arrive forcément à cette conclusion : *Les Ascomycètes n'ont de parenté directe qu'avec les Oomycètes ;* leurs prétendues attaches avec les Floridées ne reposent sur aucun fondement.

Harper a voulu tenter d'échapper à cette conséquence

(1) Juel : *Ueber Zellinhalt*, *Befruchtung und Sporenbildung bei Dipodascus* (Flora, 1902).

inévitable ; il a pris prétexte de quelques différences secondaires qui existent entre le mode de formation des spores dans l'asque et le sporange pour nier la parenté qui existe entre les Phycomycètes et les Ascomycètes. Pour trouver quelque chose d'analogue à la division cellulaire de l'asque, il faut se reporter, dit-il, au genre *Œdogonium* (1), où, d'après les observations de Strasburger, la cellule qui fournit la zoospore, montre une sorte de pôle buccal d'où partent des stries qui entourent le noyau et s'étendent en arrière dans le cytoplasme.

Nous avons déjà réfuté cette opinion qui est d'ailleurs assez invraisemblable par elle-même (2) ; de son côté, Juel a fait remarquer combien cette interprétation était peu justifiée (3).

Supposons cependant qu'on veuille l'adopter et que l'asque soit considéré comme une modification du sporange des *Cladophora* ou des *Œdogonium*, l'embranchement des Ascomycètes n'en reste *pas moins à cheval sur deux groupes primitifs*.

Tout se tient en science ; une erreur en engendre une autre ; nous ne savons où s'arrêtera ce mouvement qui conduit directement à un démembrement des Ascomycètes. Il s'agit cependant d'une famille homogène au même titre que les Légumineuses ou les Crucifères ; or non seulement on lui attribue deux sources fort éloignées de filiation, mais on arrive par une série d'observations inexactes, conduites avec un parti-pris évident, à distinguer dans cette famille un grand nombre de types différents de reproduction sexuelle. Aucun lien ne les relie ; les uns se font avec une anthéridie uninucléée, les

(1) Harper : *Cell. division in Sporangia and Asci* (Annals of Bot., V, 13, 1899).

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches sur la structure du* Polyphagus Euglenae (Le Botaniste, 7e série, p. 253-255).

(3) Juel : *Loc. cit.*, p. 53.

autres avec un gamétange à nombreux noyaux, d'autres ont des gamètes mobiles ; le plus grand nombre des espèces sont apogames (1). Malgré la *diversité et le nombre de ces facteurs, le produit seul ne change pas* : c'est l'asque qui, partout et toujours, succède comme fructification à la reproduction sexuelle.

Nous avons mieux à faire que de nous arrêter à des conclusions de ce genre.

Meyer, qui n'admet pas les divers modes de sexualité invoqués par les partisans de de Bary au sujet des Ascomycètes, ne se trouve plus obligé par là même de considérer ces derniers comme ayant une origine polyphylétique (2) ; il accepte notre interprétation sur la signification des phénomènes de karyogamie : mais il invoque des raisons tirées de la structure du thalle, de la manière d'être du périthéce et du sporocarpe, pour expliquer la filiation des champignons supérieurs. D'après lui, les champignons dérivent des algues par adaptation parasitaire ou saprophytique : les *deux groupes des Zygomycètes et des Oomycètes descendent des Chlorophycées*, tandis que les *champignons cloisonnés descendent des Floridées*. Cette manière de voir fait abstraction des transitions nombreuses qui unissent les Champignons siphomycètes aux Champignons cloisonnés ; elle est en contradiction également avec les résultats de ce mémoire qui montrent la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs comme une simple transformation de celle des Oomycètes.

Si les Mycètes ne sont que des Algues dégénérées par le fait du parasitisme ou du saprophytisme, les principes de la classification naturelle exigent impérieusement la dislocation du groupe des Champignons.

(1) Consulter à ce sujet l'Historique de ce Mémoire.

(2) A. Meyer : *Die Plasmaverbindung und die Fus. d. Pilze der Floridenreihe* (Bot. Zeit., LX).

Lagerheim indique clairement l'objectif à poursuivre : il faut que les Phycomycètes et les Cœnomycètes, séparés de ce qu'il appelle les « echten Pilzen », viennent prendre place comme formes saprophytiques ou parasites à côté des Algues les plus voisines, et pour donner l'exemple, il propose de placer les Monoblepharidées dans les Confervoïdées, à côté des Œdogoniacées.

Lagerheim toutefois n'a pas osé aller jusqu'au bout ; il réserve les Champignons supérieurs, à l'endroit desquels il évite (1) de se prononcer.

Thaxter professe une opinion du même genre qu'il formule également à propos des Monoblépharidées. Cette famille, dit-il, doit son importance au fait qu'elle est la seule dans tout le groupe des Phycomycètes à posséder une oosphère, fécondée par un anthérozoïde mobile. La ressemblance frappante qui existe entre ses phénomènes reproducteurs et ceux d'un *Vaucheria* ou d'un *Œdogonium* est trop évidente pour avoir besoin d'une énumération : la famille offre un intérêt spécial à ceux qui pensent comme l'auteur que les Algues et les Champignons n'ont pas une origine distincte, car elle apporte le plus puissant argument à la théorie qui considère les Mycètes comme un groupe hétérogène de formes dégénérées qui se sont détachées à différents points de différents types de la série des Algues (2).

Le lien commun qui unit ces diverses théories repose sur une opinion qu'on ne cherche même pas à discuter. Partant de ce point de vue que le parasitisme a eu comme résultat chez un certain nombre de plantes phanérogames, comme les *Monotropa*, les Orobanche, la Cuscute, etc.,

(1) Lagerheim : *Mykologische Studien* (Travaux de l'institut de Botanique de l'Université de Stockholm, 1900, p. 32-35).

(2) Thaxter: *New or peculiar aquatic Fungi* (Botanical Gazette, 1895, vol. XX, p. 434).

d'amener la disparition plus ou moins complète de la chlorophylle, on suppose que la même cause a dû produire les mêmes effets sur les Thallophytes ; d'autre part, le parasitisme chez les Phanérogames amène une dégradation manifeste, accompagnée fréquemment d'une réduction des organes et parfois de leur complète disparition : doit-on poursuivre jusqu'au bout l'assimilation ?

Evidemment, ceux qui considèrent les Olpidiées et les Synchytriées comme des Oomycètes dégradés et ayant perdu, sous l'influence du parasitisme, leurs filaments mycéliens, ne reculent pas devant cette éventualité ; mais elle se concilie mal avec *l'existence d'un perfectionnement concomitant portant sur d'autres espèces également parasites et saprophytiques* ; il faut alors, pour être logique, rattacher chaque famille de champignons, chaque genre ou chaque espèce, à l'algue ou aux algues dont elles ne représentent que l'état incolore et dégradé résultant du parasitisme ou du saprophytisme.

On n'a pas songé à retirer le genre *Monotropa* des Ericacées, parce que les espèces en étaient incolores : on a conservé les Orobanches dans les Scrophulariées ; pourquoi continuerait-on à grouper sous le nom de Champignons des êtres qui n'ont de commun que l'absence de chlorophylle dans leurs cellules ? Cela est en contradiction absolue,nous le répétons, avec les principes de la classification naturelle.

Un certain nombre d'auteurs se sont rendu compte de cette anomalie, et ne voulant pas renoncer à l'origine polyphylétique des Champignons, ils ont préféré accepter d'avance toutes les conséquences qu'elle entraîne forcément ; ils ont cherché à poser les bases d'une nouvelle classification.

L'entreprise offrait de réelles difficultés : sa réalisation par Van Tieghem a eu pour conséquence de montrer

clairement les nombreux inconvénients de la doctrine polyphylétique (1).

Dans la plupart des cas, les rapprochements obtenus sont en contradiction formelle avec les affinités naturelles ; nous pourrions en fournir de nombreux exemples. Citons-en du moins deux qui sont très caractéristiques. Dans ce mémoire, les Zygnémées font partie de la classe des Atomiées isogames, alors que les Desmidinées se trouvent placées dans la classe des Tomiées isogames tout près de l'*Eremascus* et du *Dipodascus* ! Nous ne voulons pas discuter ce dernier rapprochement contre lequel protestent l'organisation complète de ces êtres et leur mode même de reproduction ; mais nous pouvons donner en passant l'explication que nous proposons lorsque nous traitons des Conjuguées. Dans les Desmidinées, l'œuf germe est un sporogone qui, à la suite des deux bipartitions du noyau, devrait fournir quatre embryons : ce nombre est réduit à deux par suite de la dégénérescence qui porte sur deux noyaux. On peut supposer que c'est à la suite d'une dégénérescence nucléaire plus accentuée et dont il ne reste peut-être aucune trace que l'œuf des Zygnémées ne possède qu'un embryon ; la différence dans le *mode de germination de l'œuf* n'offre en conséquence ici *aucune importance en classification*. Nous ajoutons que l'existence du sporogone nous est une indication précieuse sur les affinités des Conjuguées qui semblent avoir été méconnues. Dans la théorie de la sexualité, le sporogone n'est autre chose qu'un *sporange asexuel*, il n'en diffère que parce qu'il provient de l'œuf. Aussi devons-nous supposer que les *Closterium* et autres Conjuguées ont possédé autrefois une reproduction asexuelle par *sporulation*, *ce qui permet de les rattacher directement aux Chlamydomonadinées*.

(1) Van Tieghem : *L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. sc. nat., Bot., t. XIV, 1901, p. 213).

Van Tieghem éloigne, sur la foi des observations d'Harper, et en appliquant sa méthode, les Erémascinées, comprenant l'*Eremascus* et le *Dipodascus* des Erysibinées, formées par les Pyronémacées et les Erysibacées ; ces dernières familles font partie des Tomiées hétérogames, en bon voisinage avec les Œdogoniées.

Nous avions bien raison de dire, à propos des observations d'Harper, qu'une erreur en entraîne une série d'autres qui lui servent de cortège.

Nous nous sommes demandé pourquoi, parmi les diverses opinions que nous venons de passer en revue, aucune ne cherche à renverser les termes du problème : on invoque le cas des Phanérogames parasites ; mais on ne songe pas qu'il serait aussi naturel de supposer que les Algues proviennent de Champignons colorés en vert.

Quand nous examinons un *Polytoma uvella*, un *Astasia* ou un *Chilomonas paramaecium*, il ne nous vient pas à la pensée que ces êtres incolores sont des algues vertes qui ont perdu leur chlorophylle par suite de leur mode de vie ; ce qui nous conduirait ensuite, pour peu que l'on veuille s'y prêter, à envisager *les Flagellés comme un rameau d'Algues saprophytes ou parasites.*

Nous disons au contraire que les Chlamydomonadinées, les Cryptomonadinées, les Eugléniens ont pris naissance aux dépens de Flagellés incolores qui ont acquis des chloroleucites (1).

En suivant le même raisonnement, on serait enclin à voir dans les *Siphonées des Phycomycètes verts* et dans les *Protococcacées des Chytridinées ayant de* la chlorophylle.

Les expériences qui ont été faites sur l'influence du

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (Le Botaniste, 8e série).

mode de nutrition dans la disparition des chloroleucites et dans leur nouvelle formation ne viendraient nullement contredire une telle affirmation.

Sans entrer dans le détail de toutes ces expériences, nous pouvons rappeler d'abord celles qui ont été faites sur les Eugléniens.

Il existe, par exemple, au sujet de l'*Euglena gracilis*, des expériences fort intéressantes de Zumstein (1). Cet auteur a montré qu'on pouvait obtenir en culture des formes incolores de cette espèce de deux façons différentes : 1° dans les solutions organiques en l'absence de lumière ; 2° à la lumière dans les mêmes milieux très riches en substances organiques. Zumstein semble croire que le chloroleucite s'est simplement transformé en leucoplaste ; nos propres observations sur les individus incolores de l'*Euglena polymorpha* et de l'*Euglena viridis* v^té *violacea* semblent indiquer une diminution rapide du nombre des chloroleucites, suivie dans quelques cas d'une disparition complète. Quoi qu'il en soit, ces formes incolores deviennent très difficiles à distinguer des espèces du genre *Astasia*.

Il semble hors de doute que la disparition de la chlorophylle dans ces individus incolores, sous l'influence de la nutrition, représente un *retour à la forme ancestrale* ; l'*Astasia* est à la base des Eugléniens ; le *Chilomonas* a précédé les *Cryptomonas* et le *Polytoma* est l'ancêtre des Chlamydomonadinées (2).

Puisque certaines Algues, comme les Eugléniens, les Chlamydomonadinées, ont pris naissance aux dépens de Flagellés incolores, d'autres Algues, comme les Protococcacées, auraient pu provenir de Chytridiacées ; par

(1) Zumstein : *Zur Morph und Phys. d. Euglena gracilis* (Jahr. f. wiss. Bot., Bd. 34, 1900, p. 149).

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série).

extension, les différents groupes de champignons pourraient être considérés comme les ancêtres des Algues.

Cette nouvelle manière d'envisager la théorie polyphylétique des Thallophytes n'a pas eu jusqu'ici, à notre connaissance, de nombreux représentants autorisés ; il est pourtant certain qu'elle est tout aussi vraisemblable que la première ; celle-ci n'explique pas, par exemple, l'absence d'amidon chez les Champignons. Quand, par suite d'un mode de nutrition particulier, on produit la décoloration chez une Euglène, on ne fait pas disparaître la production de paramylon : la doctrine du parasitisme, s'appuyant sur l'absence de chlorophylle, ne rend pas compte de la disparition totale de l'amidon. Cette substance a précédé, dans la cellule, la différenciation du chloroleucite ; un *Polytoma* renferme autant de granules amylacés qu'un *Chlamydomonas*. Dans l'hypothèse d'une origine mycétique pour les Algues, aucune difficulté de ce genre n'existe, l'amidon pouvant n'avoir fait son apparition qu'avec le chloroleucite.

Nous discuterions ce point de vue plus longtemps s'il n'y avait en présence que ces deux théories polyphylétiques ; nos préférences iraient sans doute à la dernière ; il est beaucoup plus naturel de supposer, par exemple, que les Bactériacées ont précédé les Cyanophycées, que de croire à une dégénérescence des Algues bleues et à leur évolution en divers microbes ; le même raisonnement s'appliquerait aux Algues vertes et aux Algues rouges.

Il semble d'ailleurs impossible de pousser jusqu'au bout la théorie du parasitisme : si un *Chytridium* dérive d'une algue verte, il n'y a pas de raison pour qu'un *Polytoma* ne descende d'un *Chlamydomonas*, un *Astasia* d'une Euglène ; le groupe tout entier des Flagellés passe à l'état d'un rameau d'Algues saprophytes. On fait de l'évolution à rebours ! Nous constatons d'ailleurs une tendance marquée dans cette direction.

W. Krüger a étudié des organismes qu'il a découverts dans les sécrétions liquides de certains arbres (1); il les a cultivés sur divers milieux nutritifs ; deux de ces espèces sont complètement incolores ; leur développement ne diffère en rien de celui d'une Protococcacée ; l'auteur les réunit dans le nouveau genre *Prototheca* sous les noms de *P. moriformis* et de *P. Zopfii*. Ces espèces ressemblent, à s'y méprendre, au *Chlorella protothecoides*, algue verte rencontrée en compagnie des précédentes et du *Chlorothecium saccharophilum* ; le *Chlorella* cultivé dans l'eau additonnée d'un peu de peptone et de quelques sels, à l'exclusion d'hydrocarbones, conserve ses chloroleucites ; il se décolore dans un milieu à la gélatine contenant de la levure de bière.

Krüger considère les deux espèces de *Prototheca* comme formant une section entièrement nouvelle parmi les Champignons ; elle est parallèle au groupe des algues protococcacées les plus simples. Si on essaie de ranger ce genre *Prototheca* soit dans les Phycomycètes, soit dans les Mycomycètes, on éprouve certaines difficultés : ainsi parmi les Mycomycètes, seuls les Ascomycètes possèdent un sporange ; mais ce sporange diffère de celui des *Prototheca*, chez lesquels tout le protoplasma est utilisé par les spores qui proviennent de bipartitions répétées. D'autre part, chez les Phycomycètes, certaines Chytridinées sont bien, à la vérité, dépourvues de mycélium, mais leurs zoospores résultent d'une *division simultanée* du contenu du sporange. D'autre part, la ressemblance entre le *Prototheca* et certaines algues protococcacées, comme le *Chlorella vulgaris* et autres espèces voisines, est des plus étroites, si l'on fait abstraction de la chlorophylle ; comme celle-ci, sous l'influence d'un milieu nutritif contenant des

(1) Krüger : *Beitrage zu Kentniss d. organis. des Saftflusses der Laubbaume* (Beitrage z. Phys. und Morph. niederer organisme, von Zopf, viertes Heft, Leipzig, 1894, p. 69).

hydrates de carbone, peut se décolorer plus ou moins entièrement, on arrive à les confondre sous le microscope. Ces diverses raisons conduisent Krüger à considérer les *Prototheca* comme un groupe de champignons se rattachant aux Protococcacées de la même manière que les Bactériacées aux Cyanophycées, que les Saprolégniées aux Siphonées, et que les Ascomycètes aux Floridées.

Il est impossible de s'arrêter sur cette pente, et si on fait du *Prototheca* un champignon voisin des Protococcacées, il faut également considérer comme champignon le *Polytoma uvella*, qui diffère du *Prototheca* uniquement par l'absence de flagellums ; on le placera au voisinage des Chlamydomonadées ; même conclusion en ce qui concerne les *Astasia*, les *Chilomonas*, et, par une extension naturelle, tous les Flagellés incolores.

Le mot Champignon ne s'applique plus alors qu'à l'état incolore d'une algue ; les Mycètes ne seraient qu'un groupe physiologique que la classification naturelle devrait ignorer ; *les diverses subdivisions actuelles des Champignons, ayant ainsi des origines complètement distinctes, devraient former autant de compartiments séparés, n'ayant entre eux aucun lien de parenté ; de plus, rien ne les séparerait des Flagellés.*

Lorsque des savants aussi autorisés que Sachs, Zopf, Thaxter, Lagerheim, Van Tieghem, etc., ont manifesté leurs préférences pour une théorie, il serait tout à fait déplacé de ne pas la discuter sérieusement et en détail; nous allons donc résumer les objections que nous formulons à l'égard de la doctrine polyphylétique.

1° Cette doctrine repose sur une base fragile : sur la comparaison entre les effets du parasitisme chez les plantes phanérogames et les organismes inférieurs ; or l'absence de chlorophylle représente un état secondaire pour les premiers, alors que, chez les champignons, il s'agit, selon nous, d'un état primitif.

Nous ne pensons pas que l'on puisse soutenir avec succès l'idée que la cellule primitive possédait de la chlorophylle ; il est plus naturel de supposer que les êtres inférieurs et primordiaux possédaient un protoplasma incolore. Dans la première hypothèse, ce sont les Algues colorées qui deviendraient la souche des organismes incolores ; si on leur rattache les Chytridiacées et le *Prototheca*, on est obligé de leur adjoindre les Monadinées zoosporées et les Flagellés ordinaires ; *les animaux incolores proviendraient des algues colorées.* Nous ne verrions, pour notre part, à cela aucun inconvénient, si, pour arriver à ce résultat, on ne *renversait les principes les mieux établis de l'évolution* ; il n'est guère vraisemblable de considérer comme *formes ancestrales* les cellules déjà hautement différenciées ayant, en plus du *protoplasma et du noyau, des chloroleucites et une membrane ;* les êtres qui ne possèdent que du *protoplasma* et un *noyau* occupent évidemment un degré moins élevé dans l'échelle des êtres, et si, par hasard, l'un de ceux-ci ne montrait que du cytoplasme, nous nous empresserions de le mettre tout en bas, ainsi qu'on l'a fait autrefois pour les Monères.

Nous pensons donc que l'*état incolore est un stade primitif et non un stade de régression chez les organismes inférieurs* et chez les Champignons ; *le saprophytisme et le parasitisme, loin d'amener chez eux une dégradation de structure, formaient les conditions naturelles et indispensables de leur développement. L'apparition de la nutrition holophytique chez les Algues a eu précisément pour effet de leur permettre de se soustraire à ce mode de vie et d'évoluer, en conformant la disposition de leur appareil végétatif aux nécessités de l'assimilation chlorophyllienne.*

Lorsqu'on recherche la phylogénie des êtres, il faut éviter de suivre la marche de l'évolution en sens inverse : on commettrait, à notre avis, une erreur de ce genre en partant des Protococcacées ou d'un autre goupe d'Algues

vertes pour arriver finalement aux *Prototheca*, *Polytoma* Chytridiacées et autres organismes incolores voisins des Flagellés et des Monadinées zoosporées.

2° Un autre argument non moins sérieux peut être opposé aux partisans de l'origine polyphylétique des Champignons aux dépens des Algues.

Si, parmi les Champignons, les uns viennent des Protococcacées, les autres des Siphonées, des Œdogoniées ou des Floridées, on doit trouver entre eux des différences aussi marquées qu'entre les divers groupes dont il vient d'être question.

Or, il est loin d'en être ainsi : Brefeld, en particulier, a montré depuis longtemps comment les divers appareils reproducteurs des Champignons cloisonnés dérivent de ceux des Siphomycètes ; il a indiqué quelques-unes des relations qui existent entre le conidiophore, l'asque et le sporange des différentes familles ; nos dernières études qui établissent les diverses transformations de la reproduction sexuelle à partir des Siphomycètes jusqu'aux Basidiomycètes, viennent à l'appui d'une doctrine que nous avons été l'un des premiers à soutenir, celle de *l'origine monophylétique* des Mycètes.

Cette doctrine consiste à admettre que les Champignons *ayant pour origine un type ancestral commun se sont développés parallèlement aux Algues, mais d'une façon indépendante et sans contracter d'anastomoses.*

S'il en est ainsi, la séparation tranchée en Algues et Champignons est conforme aux principes de la classification naturelle : elle répond d'un autre côté au sentiment général des algologues et des mycologues, qui n'accepteront jamais de placer un *Pyronema*, ou une Pézize à côté d'un *Œdogonium* ou d'un *Bangia*. La parenté de certains êtres s'impose parfois malgré tous les sophismes que la science met à notre disposition ; l'anatomie végétale et l'histologie nous offriraient vainement toutes les ressources de la

technique moderne, elles ne réussiraient pas à imposer un mélange entre les divers genres de Légumineuses et de Composées par exemple, alors même que tous les caractères intimes de la fécondation seraient d'une concordance parfaite dans tous leurs détails.

En admettant une origine commune pour tous les Champignons, nous avons en présence plusieurs hypothèses ; nous choisirons celle qui présentera les meilleures garanties d'exactitude.

On pourrait, en s'appuyant sur les ressemblances entre les Chytridiacées et les Protococcacées, voir dans ces derniers les ancêtres de Mycètes : l'idée se concilierait avec celle de l'origine monophylétique, à condition qu'on ne fasse pas intervenir d'autres groupes d'algues ; il en serait de même si nous prenions les Siphonées au lieu des Protococcacées. Mais cette opinion qui était celle de de Bary suppose toujours l'action du parasitisme amenant la disparition de la chlorophylle, et nous avons déjà combattu cette idée, en ce qui concerne les organismes inférieurs.

Brefeld propose une autre hypothèse : d'après ce savant, les Champignons et les Algues dérivent des Schizophytes ou « Spaltpflanzen » (1). Mais si nous n'admettons pas ce point départ, à cause des raisons que nous avons exposées précédemment, nous partageons l'opinion de Brefeld sur l'indépendance des deux séries. Dans le tableau qu'il nous donne du système naturel des plantes, tel qu'il le conçoit (2), Brefeld met en parallèle la série incolore des Champignons et celle des Algues : à partir des Oomycètes, la série incolore serait dépourvue de sexualité. Dans un autre tableau également intéressant, Brefeld essaie d'établir comment les diverses classes de Champignons se rattachent les unes aux autres ; les considéra-

(1) Brefeld : *Unters. aus dem Ges. der Mykologie.* Heft. IX et X.

(2) Brefeld : *Loc. cit.*, p. 353.

tions qu'il développe conservent toujours leur valeur au point de vue de l'indépendance des Mycètes ; en y apportant les rectifications et les additions nécessitées par nos propres recherches, l'origine monophylétique des Champignons peut être considérée comme étant définitivement établie.

Nous avons, depuis une vingtaine d'années, porté nos études indifféremment sur tous les organismes inférieurs Protozoaires et Protophytes, Algues et Champignons.

Nous pouvons résumer brièvement ici les principes qui nous ont guidé, dans la recherche des affinités des divers groupes d'organismes inférieurs ; on les trouvera exposés en détail dans les nombreux mémoires que nous avons publiés sur ce sujet depuis l'année 1886.

La nutrition est le caractère prédominant qui a présidé à l'évolution des animaux et des végétaux ; les autres différences sont secondaires, et pour la plupart elles doivent être envisagées comme une conséquence directe de la différenciation dans le mode d'ingestion des aliments et leur utilisation. L'organisation est en relation directe soit avec la nutrition animale, soit avec la nutrition végétale.

Certains auteurs ont pensé que l'apparition des végétaux avait dû précéder celle des animaux : la nutrition végétale leur paraît plus compatible que la nutrition animale avec les conditions primitives de l'existence des premiers êtres organisés.

Dans ce cas, il faudrait évidemment partir des Bactériacées qui représenteraient l'état primitif le plus reculé que nous connaissions dans la substance vivante. Un certain nombre d'arguments pourraient être invoqués à l'appui de cette manière de voir : la simplicité du développement qui ne comprend que la bipartition du corps et l'enkystement, l'absence de noyau différencié dans le cytoplasme et la possibilité que possèdent certaines espè-

ces de fixer le carbone de l'atmosphère, sans l'intervention de la chlorophylle.

Ces diverses raisons ne nous semblent nullement convaincantes.

En effet, chez les Bactériacées, nous trouvons une membrane et des flagellums assez fréquemment : or *l'état amiboïde nu* nous semble avoir précédé nécessairement dans l'évolution *l'état flagellé avec membrane* : le flagellum est une différenciation du pseudopode ; ce n'est pas évidemment le flagellum qui s'est transformé en pseudopode ; d'autre part la membrane est un élément accessoire de la cellule : celle-ci a dû primitivement en être dépourvue. De toute façon, nous retombons dans les Amœbiens, et si l'absence de noyau était réelle chez les Bactériacées, ce qui n'est nullement prouvé, il faudrait simplement en conclure que les Bactériacées dérivent d'un amœbien sans noyau, d'une Monère.

Or les amœbiens possèdent la *nutrition animale* ; nous pensons donc que *les animaux ont précédé les végétaux à la surface du globe, sous la forme d'amœbiens.*

De ce que les amœbiens constituent les êtres les plus inférieurs actuellement connus, il ne faudrait pas en conclure que nous touchons au règne inorganique. Le fossé est beaucoup plus considérable qu'on ne l'avait supposé tout d'abord. Les études histologiques ont permis de constater que l'existence des Monères, qui paraît si vraisemblable cependant, n'est appuyée jusqu'ici d'aucune preuve : toutes celles qui ont été examinées récemment à l'aide des nouvelles méthodes possèdent un noyau ; elles en ont même parfois un grand nombre (1). On aurait pu penser tout au moins que ce noyau était d'une structure simple, en rapport avec la position des amœbiens dans la classification ; une nouvelle surprise attendait les obser-

(1) P.-A. Dangeard : *Etude de la Karyokinèse chez la Vampyrella vorax* (Le Botaniste, 7e série).

vateurs ; ce noyau non seulement ressemble à tous les autres, mais il se divise le plus souvent avec toutes les complications de la téléomitose (1) : il se comporte à cet égard comme les noyaux d'un être supérieur, animal ou végétal.

Nous trouvons toutefois chez les amibes une indication précieuse : chez quelques-unes, la division nucléaire se fait suivant le mode direct : chez d'autres, elle a lieu par haplomitose ; enfin, chez certaines, nous trouvons la téléomitose très caractérisée (2).

Or, les amœbiens étant un groupe souche, nous devons nous attendre à trouver ces modes différents de division nucléaire dans les divers rameaux qui s'en détachent.

Nous devons donc nous appuyer à la fois sur l'évolution nucléaire,dont nous avons le premier établi l'importance en classification,et sur le développement.

Les Amœbiens ont donné naissance aux Flagellés, la chose semble incontestable ; dès le début, on observe deux rameaux principaux qui correspondent à un procédé différent de multiplication : les Amibes,par exemple, se reproduisent par *simple bipartition*, alors que les Vampyrelles se *fragmentent simultanément en plusieurs individus*.

Les Vampyrelles montrent ainsi la première ébauche de la *reproduction par sporanges*, qui devient plus nette dans les Monadinées zoosporées : la *téléomitose existe chez* les Vampyrelles ; *elle se retrouvera certainement chez les Monadinées zoosporées.*

Si nous comparons le développement d'une Monadinée zoosporée avec celui d'un Champignon inférieur, d'une Chytridiacée, on constate que les divers stades du

(1) P.-A. Dangeard : *Etude de la Karyokinèse chez* l'Amœba hyalina (Le Botaniste, 7e série).

(2) P.-A. Dangeard : *La téléomitose chez* l'Amœba Gleichenii (Comptes Rendus Acad. Sc. nº 24, t. CXXXV).

développement *concordent d'une manière absolue* ; les ressemblances sont si frappantes qu'à diverses reprises, les auteurs se sont trompés dans l'attribution des espèces à l'un ou à l'autre de ces groupes. La seule différence consiste dans la *nutrition qui, perdant ses caractères de nutrition animale, devient superficielle.*

La série végétale incolore des Champignons prend donc naissance aux dépens des Monadinées zoosporées par une *simple modification de la nutrition*, modification qui va entraîner par la suite une *organisation spéciale de l'appareil végétatif* (1).

Pour tout esprit non prévenu, il est bien difficile de nier la parenté entre les Monadinées zoosporées et les Chytridinées ; cependant les partisans de l'origine polyphylétique des Champignons évitent d'en parler ; ils seraient en effet obligés ou de concéder que les Champignons peuvent provenir soit d'une différenciation portant sur des Protozoaires, soit d'une régression agissant sur des algues, ou bien il leur faudrait envisager les Monadinées zoosporées comme un rameau détaché des Mycètes, ce qui serait évidemment absurde.

Tandis que les *Amœbiens à sporulation* donnaient naissance à la série incolore des Champignons *par l'intermédiaire des Monadinées zoosporées*, les autres, ceux qui présentent une multiplication par *simple bipartition*, évoluaient de leur côté.

Les Flagellés qui en proviennent comprennent deux séries parallèles, ayant *chacune le mode de division qui leur a été transmis par l'amibe* : nous aurons des Haplomonadiens *possédant l'haplomitose* et des Téléomonadiens *caractérisés par la téléomitose.*

Dans les Haplomonadiens, chez lesquels la simple bipartition du corps s'est conservée comme mode de mul-

(1) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6e série).

tiplication, nous trouvons les Eugléniens, les Péridiniens et les Chrysomonadiens : la base de chacun de ces groupes est occupée par des espèces à nutrition animale ; un changement dans ce mode de nutrition, suivi de l'apparition de la chlorophylle, suffit à donner aux autres espèces des caractères végétaux incontestables. L'évolution de ces groupes, réserve faite des Chrysomonadiens insuffisamment étudiés, s'est arrêtée de bonne heure, *sans doute à cause du mode de division nucleaire imparfait qu'elles possèdent, et aussi peut-être parce qu'elles n'ont pas su acquérir la fonction sexuelle* (1).

Les Schizophytes, comprenant les Bactériacées et les Cyanophycées, *nous semblent être dans le cas des Haplomonadiens*, bien que le mode de division du noyau, en admettant qu'il en existe un, nous soit peu connu, même après le récent mémoire d'Olive (2) ; comme les précédents, le groupe prend naissance aux dépens des Flagellés et se termine ensuite en cul-de-sac. Des Flagellés voisins des *Monas* ont transmis à ces êtres leur mode de multiplication et le phénomène d'enkystement; les plus voisins des *Monas* ont encore des flagellums, les autres en sont dépourvus ; la sexualité est restée inconnue : la chlorophylle a fait son apparition dans le cytoplasme, mais sans donner lieu, semble-t-il, à la formation de véritables chloroleucites.

Ceux qui soutiennent que les Champignons sont des algues ayant perdu leur chlorophylle sous l'influence du parasitisme et du saprophyttisme, citent ordinairement l'exemple des Schizophytes : ils voudraient que partout les diverses familles de champignons fussent ainsi rattachées aux algues : les Bactériacées et les Cyano-

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Eugléniens* (Le Botaniste, 8e série).

(2) Olive : *Mitotic division of the nuclei of the Cyanophyceæ* (Beih. zum Bot. Centr. Bd. XVIII, 1904).

phycées étant réunies dans la classe des Schizophytes, les Ascomycètes devraient également être assemblés avec les Floridées, et les Phycomycètes avec les Siphonées.

Le raisonnement est spécieux, mais voici ce qu'il donne : si les Bactériacées sont des Cyanophycées décolorées, il en est de même des Astasiées, par rapport aux Eugléniens, des *Chrysomonas* incolores à nutrition animale par rapport aux espèces colorées, etc. ; on fait machine arrière dans des conditions inadmissibles, *puisque l'on arrive à considérer comme formes ancestrales des espèces et des genres à organisation complexe et perfectionnée ; on fait de l'évolution en sens inverse.*

Dans notre conception, tout s'enchaîne au contraire avec logique ; nous connaissons l'origine du type flagellé qui nous fait remonter aux cellules nues des Amœbiens ; nous savons pourquoi les Monadinées zoosporeés ont un mode de développement différent de celui des autres Flagellés ; nous nous expliquons pourquoi, dans ces derniers, on rencontre des Haplomonadiens et des Téléomonadiens : nous saisissons sur le fait la différenciation végétale et l'apparition de la chlorophylle dans ces deux groupements.

Chaque famille a son point de départ à un niveau différent nettement déterminé : à sa base, se trouvent des espèces incolores à nutrition animale ou saprophytique, nombreuses dans les Schizophytes, plus rares chez les Eugléniens, les Péridiniens, les Chrysomonadiniens, mais ayant toutes le caractère de formes ancestrales par rapport aux espèces vertes. Si ces familles se terminent en cul-de-sac, l'imperfection du mode de division nucléaire vient nous rendre compte en partie de ce phénomène.

La téléomitose réserve une autre destinée aux Téléomonadiens : nous savons déjà que la série incolore des Champignons s'est édifiée avec son aide. La série des Chlorophytes et celle des Métazoaires se détachent des

Téléomonadiens au voisinage du *Polytoma uvella ; à la téléomitose qui assure une égale répartition des chromomères va se joindre l'autophagie sexuelle; ces deux phénomènes combinés assureront le progrès indéfini de l'évolution.*

Nous avons ailleurs insisté sur l'apparition de la sexualité, sur ses eftets et sur ses conséquences dans le développement des êtres ; le philosophe se complait dans ces considérations tout aussi bien que le naturaliste ; il semble que nous assistions à l'épanouissement progressif d'un germe qui acquiert peu à peu ses diverses fonctions et ses organes avant d'atteindre la perfection de la maturité.

Afin de mieux faire saisir les relations étroites qui existent entre les découvertes sur la sexualité des Champignons supérieurs et la phylogénie de ces êtres, nous donnerons dans cette première partie la description de plusieurs types de Siphomycètes. Le chapitre I sera consacré à l'étude du *Rhabdium hedenii* Wille, Chytridinée inférieure, encore très voisine des Flagellés et probablement dépourvue de sexualité. Le chapitre II indiquera le développement du *Myzocytium vermicolum* Zopf, Chytridinée supérieure, qui possède à la fois des sporanges et des gamétanges. Le chapitre III renferme une étude de l'*Ancylistes Closterii*. Le chapitre IV est consacré à la découverte de la fécondation chez les Mucorinées. Le chapitre V traite des *Hemiasci*. Le chapitre VI donnera des aperçus nouveaux sur l'évolution de la sexualité chez les Champignons, sur les diverses tendances qui se sont manifestées, sur leurs causes et leurs résultats.

CHAPITRE I.

Le *Rhabdium hedenii* Wille (Dangeard) (Pl. I).

L'organisme que nous avons décrit sous le nom de *Rhabdium acutum*, en 1903, dans les *Annales Mycologici* (1), a donné lieu à une intéressante controverse.

Atkinson (2), en effet, après avoir vérifié, dans ses points es plus importants, notre description, estime que le *Rhabdium acutum* doit être réuni, dans un même genre, avec une seconde espèce déjà décrite par Lagerheim sous le nom d'*Harpochytrium Hyalothecae*, et par Gobi sous le nom de *Fulminaria mucophila*.

Il est à remarquer que cette seconde espèce est placée par Lagerheim dans les Chytridiacées et par Gobi dans les Flagellés ; ce désaccord entre deux savants également autorisés est une nouvelle preuve des relations étroites qui existent entre les Champignons inférieurs et les Flagellés.

La question de terminologie doit tout d'abord être examinée : nous constatons que Lagerheim et Gobi ont bien étudié la même espèce, celle qui se développe sur le *Hyalotheca dissiliens* ; Gobi a même constaté qu'elle se rencontre sur d'autres algues, telles que le *Sphaerozosma vertebratum*, les *Cosmocladium* et le *Dictyosphaerium*.

C'est en 1890 que Lagerheim a donné la description sui-

(1) Dangeard : *Un nouveau genre de Chytridiacées,* le Rhabdium acutum (Ann. Mycol. I, 1903).

(2) G. F. Atkinson : *The genus Harpochytrium in the United States* (Ann. Mycol., I, 1903).

vante de son *Harpochytrium Hyalothecae* (1) : « *Harpochytrium Hyalothecae* nov. gen. et sp. wachst auf Hyalotheca dissiliens, welche es tödtet. Die jung. Zelle ist, kurz nach der keimung der zoospore, birnformig oder keulenformig, hat eine dünne membran und ist vermittelst eines sehr feinen Stieles an der Nahrpflanze befestigt (Taf. II, fig. 1 a). Von diesem Stiel, welcher die Membran der *Hyalotheca* durchbohrt, gehen wahrscheinlich den aus, welche der extramatricalen Zelle Nahrung zuführen. Bei dem allmahligen Haranwachsen andert der Parasit seine Form derart, dass er sich mehr und mehr eniseitig krummt und sein freies Ende zuspitzt (Taf. II, fig. 1 *b c*, fig. 2). Die reifen Sporangien sind sehr stark gekrummt (Taf. II, fig. 1 *d*). Der Inhalt der Zelle ist farblos und enthalt einige Körnchen. Wenn die Zelle zum Entleeren der zoosporen reif ist, so offnet sie sich an der Spitze, wahrscheinlich auf die Weise, dass ihr oberster Theil wie ein Deckel abgeworfen wird. Durch diese Oeffnung, sch warmen die Zoosporen hinaus. Das in dieser Weise entleerte Sporangium ist hiermit nicht todt, sondern weiterer Entwicklung fähig. An der Basis des sporangiums, dort wo der Stiel ansetzt, sicht man namlich eine neue zelle in das entleerte Sporangium hineinsprossen. Wie ich vermuthe, wird diese neue zelle allmahlig zu einem neuen Zoosporangium (Taf. II,fig. 3,4). Vor der Entleerung der Zoosporen, theilt sich also der Parasit in zwei Zellen, in eine vegetative, weiterer Entwickelungfahig und in eine der Fructification dienende, welche ihren Inhalt in Form von Schwarmzellen entleert. Wir hatten also bei diesem kleinen Pilz die Erscheinung der durchwachsenen Sporangien, was wohl bei der Peronosporeen (Pythium) und bei den Saprolegniaceen (Saprolegnia) vorkommt, bis jetzt aber bei den Chytridiaceen nicht bekannt war. Sch-

(1) Lagerheim : *Harpochytrium und Achlyella, zwei neue Chytridiaecen Gattungen* (Hedwigia, 1890, p. 142-145).

liesslich wil ich noch erwahnen, das die Sporangien des *Harpochytrium* nicht die Gallertscheide der *Hyalotheca* übërragen, sondern innerhalb derselben die Zoosporen entleeren ».

Lagerheim reconnaît lui-même combien son étude de l'*Harpochytrium* est rudimentaire ; elle est faite à l'aide des seuls dessins que nous reproduisons (fig. 1) ; aussi l'auteur a-t-il soin d'ajouter que son interprétation des stades n'est peut-être pas d'une exactitude absolue sur tous les points.

Pour justifier le nom de *Fulminaria mucophila* donné à cette même espèce (1), Gobi invoque une communication qu'il a faite, le 23 avril 1887, à une séance de la section botanique des naturalistes de Saint-Pétersbourg (2). Mais le compte rendu ne porte que la mention suivante : « M. Chr. Gobi a présenté deux communications ; dans la première, il décrit ses observations sur une série de microorganismes rares qu'il a trouvés, l'été précédent, dans quelques-uns des lacs de Finlande. Dans la seconde communication il rapporte ses recherches sur quelques espèces du genre *Vampyrella* ». Selon Atkinson (3), il n'est fait aucune mention d'un nouveau genre *Fulminaria* : celui-ci ne semble donc avoir vu le jour que postérieurement au genre *Harpochytrium* ; celui-ci est daté de 1890 et celui-là n'a été créé qu'en 1899.

Gobi combat la plupart des conclusions formulées par Lagerheim ; ce dernier considérait le long filament basilaire du sporange comme un tube nourricier qui perfore a membrane de l'algue et se *ramifie probablement* en rhizoïdes ; selon Gobi, le sporange est supporté par un

(1) Gobi : *Fulminaria mucophila* (Scrip. Bot. Hort. Univ. Imp. Petrop. Fasc. XV, 1899).

(2) Gobi : *Protokolle der Bot. Sect.* (Arbeiten « Trudi », etc., d. genant Gesellsch. Bd. XVIII, 1887, p. 59).

(3) Atkinson : *Loc. cit.*, p. 499.

pédicelle plein, rigide, qui n'a aucun rapport avec la nutrition et ne perfore nullement la membrane de l'hôte ; les zoospores pénètrent dans la gelée qui entoure l'algue,

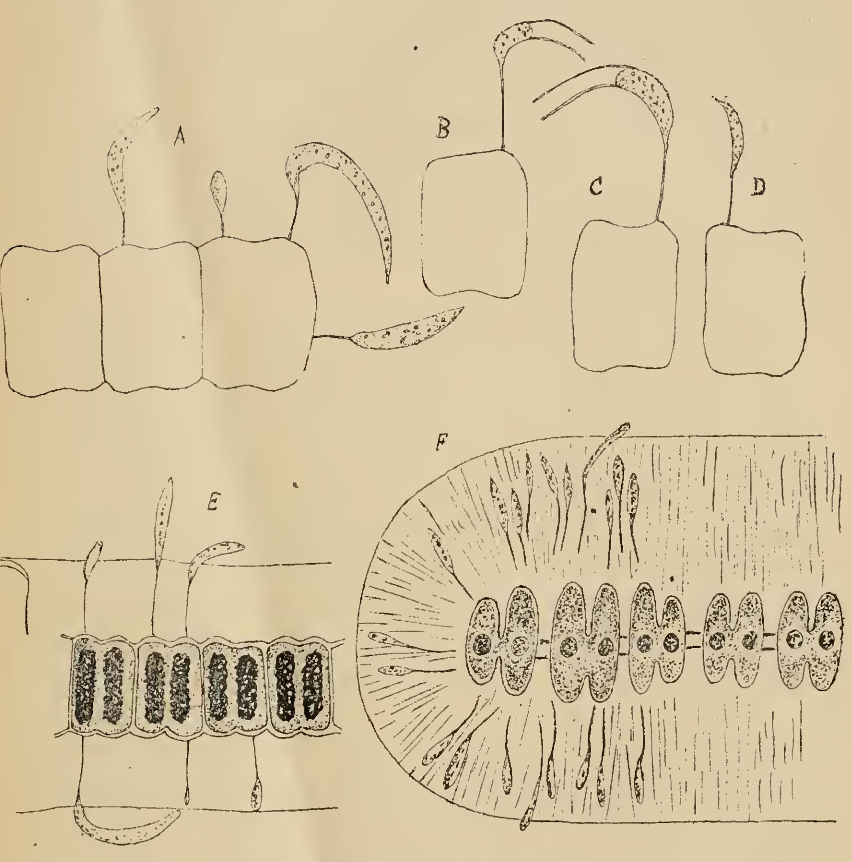


Fig. 1. — *Harpochytrium Hyalothecae*, A, B, C, D, d'après Lagerheim. — E, F, *Fulminaria mucophila*, d'après Gobi.

avec leur flagellum en avant, et c'est cet organe qui forme le pédicelle en se solidifiant ; le *Fulminaria* n'est pas parasite ; il ne nuit pas à la végétation, ainsi que le pense Lagerheim : c'est un organisme simplement épiphyte.

La forme recourbée du sporange, d'après laquelle Lage-

rheim a créé le nom générique d'*Harpochytrium*, ne serait nullement caractéristique d'après Gobi, elle est plutôt rare surtout dans le *Sphaerozosma vertebratum* ; de plus, le sporange, loin d'être toujours inclus dans la gelée et d'y déverser ses zoospores, peut très bien proéminer au-dessus jusqu'à une certaine distance (fig. 1).

Enfin Gobi ne croit pas que le sporange se divise avant la sporulation en deux cellules : l'une occupant le sommet et produisant les zoospores, la seconde de nature végétative et située à la base, fournissant plus tard un second sporange.

Gobi refuse également de placer cette espèce dans les Chytridiacées, à l'exemple de Lagerheim. Aucune Chytridiacée ne possède des zoospores allongées, claviformes, semblables à celles du *Fulminaria* ; leur mouvement, quoique rapide, n'est pas aussi vif, ni aussi impétueux ; elles ont un globule oléagineux qui n'existe pas chez le *Fulminaria* ; mais la principale raison qui éloigne ce genre des Chytridiacées est l'existence du pédicelle solide qui supporte le sporange et qui provient du flagellum ; dans les Chytridiacées, le pédicelle est une hyphe qui provient du corps de la zoospore et non d'une transformation du flagellum.

Le *Fulminaria* doit prendre place dans les Flagellés comme représentant d'un groupe nouveau, celui des *Fulminarieae*, caractérisé par le mode de formation du pédicelle.

Nous avons publié en 1903 nos observations concernant une Chytridiacée qui se développe sur les *Spirogyra* et les *Oedogonium* : nous lui avons donné le nom de *Rhabdium acutum*, sans nous douter qu'elle pouvait présenter quelque rapport générique avec l'espèce déjà décrite sous le nom d'*Harpochytrium Hyalothecae* ou de *Fulminaria mucophila*.

Nous donnerons ici cette description avec les figures qu

l'accompagnaient : nous ignorions à ce moment les deux notes de Lagerheim et de Gobi ; mais, les eussions-nous consultées, qu'il nous aurait été impossible de ranger notre espèce dans le genre *Harpochytrium* : nos lecteurs seront les meilleurs juges dans la question, puisqu'ils auront en main toutes les pièces de la discussion.

« Un nouveau genre de Chytridiacées : le *Rhabdium acutum*. En étudiant les algues développées dans une source d'eau ferrugineuse, nous avons trouvé, pendant les vacances dernières, un champignon parasite qui ne parait pas avoir été décrit jusqu'ici. Ce champignon était surtout abondant sur des filaments de *Spirogyra* : mais il se développait également sur deux espèces d'*Oedogonium*. La surface de ces algues était recouverte par de nombreux tubes incolores de longueur variable, à diamètre étroit, que l'on aurait pu confondre avec une Bactériacée filamenteuse quelconque en voie de développement.

Sans savoir exactement quelle était la nature de ces productions, je me décidai à les mettre en observation, et au bout de quelques jours j'étais fixé sur leurs affinités et leur place dans la classification : il s'agissait d'une Chytridiacée nouvelle d'organisation très simple comme celle des *Sphaerita* et des *Olpidium* : nous lui avons donné le nom de *Rhabdium* (1) à cause de sa forme en baguette très caractéristique.

Le thalle du parasite consiste en un filament qui est fixé sur la paroi de l'algue par sa base : celle-ci perfore la membrane et se met en contact avec le protoplasma par une sorte de disque, qui remplit l'office de suçoir ; dans son passage à travers la membrane, le tube diminue de diamètre, comme il arrive fréquemment pour beaucoup d'autres champignons parasites ; d'ordinaire le disque suçoir prolonge directement le thalle ; parfois cependant,

(1) De ῥασδιον.

il est placé latéralement à une petite distance de la base (Pl. I, fig. 1, 2, 3, 4).

L'existence de ce suçoir est un bon caractère du genre. En effet, nous avons montré, il y a déjà longtemps (1), que dans les Chytridiacées à sporange externe, comme beaucoup de *Chytridium* et de *Rhizidium*, il existait un système radiculaire très fin, simple ou ramifié, qui s'étendait plus ou moins loin dans la cellule attaquée : ici nous n'observons rien de pareil : l'appareil nourricier est réduit à sa plus simple expression ; la surface absorbante est très petite, et c'est ce qui explique les faibles dimensions du thalle et son extrême simplicité.

La plupart des tubes sont fixés perpendiculairement à l'algue, surtout chez l'*Oedogonium* ; dans les *Spirogyra*, cette régularité n'existe plus au même degré ; un certain nombre sont disposés plus ou moins obliquement et quelques-uns s'enroulent même autour du filament d'algue (Pl. I, fig. 2, *g*).

En abandonnant pendant quelques jours notre récolte dans des soucoupes, il nous fut facile de constater une multiplication rapide du parasite : tous les *Spirogyra* se trouvaient recouverts de ces petits thalles aciculaires : les *Oedogonium* offrent un terrain de culture moins favorable; la reproduction s'y fait lentement et les thalles restent plus petits.

Il s'agissait maintenant de découvrir le mode de reproduction ; cette recherche fut facilitée par nos études antérieures sur les Chytridiacées ; comme le champignon ne présentait aucune trace de bipartition et que d'autre part un certain nombre de tubes étaient vides, il devenait probable qu'une formation de zoospores intervenait dans le développement ; nos prévisions se réalisèrent, mais il fallut de longues heures d'observation au microscope

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les organismes inférieurs* (Annales sc. naturelles, 7e série, Bot., t. IV).

avant de pouvoir assister à la sortie des corpuscules reproducteurs.

Voici comment les choses se passent : le thalle tout entier se transforme directement en un sporange comme dans le genre *Sphaerita* (1) et le genre *Olpidium* ; le nombre des zoospores est en général de 16 par sporange : elles sortent lentement à l'extrémité, l'une entraînant l'autre ; le corps de la zoospore remplit complètement le diamètre du tube ; son contour est arrondi et quelque peu amiboïde au début ; le flagellum est situé à l'arrière ; les zoospores parvenues dans le milieu extérieur n'ont tout d'abord que des mouvements lents ; elles finissent par se dégager d'une sorte de mucus qui les entoure et qui se dissout peu à peu dans l'eau. On voit alors ces zoospores filer droit devant elles, avec une grande rapidité, décrire des courbes, s'arrêter, repartir jusqu'à ce qu'elles se fixent définitivement sur un filament d'algue (Pl.I, fig. 1, *f*, *g*).

La zoospore en liberté est réniforme ; son cytoplasme, très réfringent, renferme un ou plusieurs granules brillants ; le flagellum qui est traîné à l'arrière a une longueur qui égale deux ou trois fois celle du corps ; il est inséré sur un petit nodule brillant situé au tiers antérieur du corps ; ce nodule doit être sans doute assimilé à un blépharoplaste ; au même niveau se trouve un corpuscule arrondi qui n'est autre chose que le noyau (fig. 1, *g*). Pendant ses fréquents arrêts, la zoospore s'agite à l'avant, se retourne et change brusquement de direction.

La germination se fait d'une façon fort simple : la zoospore se fixe sur la paroi de l'algue, et presque aussitôt un prolongement perfore la membrane ; la partie restée à l'extérieur s'allonge en un tube qui deviendra le sporange ; celle qui a pénétré dans la cellule constitue le suçoir (fig. 1, *a*).

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chytridinées* (Le Botaniste, série I, p. 47).

L'étude histologique du parasite nous a fourni les résultats suivants : le thalle jeune ne renferme qu'un noyau très petit placé près de la base ; un peu plus tard ce noyau se porte dans la partie moyenne du tube et son diamètre augmente : on peut alors reconnaître facilement une membrane nucléaire, un nucléoplasme granuleux et un petit nucléole (fig. 2, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*).

Lorsque le thalle se transforme en un sporange, le noyau se divise ; on rencontre des tubes renfermant deux, quatre ou huit noyaux ; leur diamètre est égal à celui du tube ; à chaque division, ils repassent à l'état de repos ; cette division est certainement une téléomitose (fig. 4, *d*) ; mais comme les dimensions du fuseau nucléaire sont très faibles, nous ne pouvons indiquer d'une façon sûre les divers stades de la mitose.

Beaucoup de sporanges dans nos préparations renfermaient huit noyaux ; leurs nucléoles sont alors très petits et excentriques. D'autres étaient au stade seize ; ce nombre n'était jamais dépassé. Nous sommes donc autorisé à dire que le sporange du *Rhabdium* forme huit zoospores ou seize au maximum.

Pendant la première période du développement, le cytoplasme du thalle est homogène ; au moment de la formation des zoospores, on observe des modifications intéressantes ; il se produit un cloisonnement qui débute dans la partie centrale (Pl. I, fig. 3, *a*) et s'étend ensuite vers le sommet et vers la base ; le nombre des compartiments ainsi délimités est de seize (fig. 3, *b*) : il correspond par conséquent à la quantité des noyaux renfermés dans le sporange. Les cloisons, d'abord très nettes, deviennent de moins en moins apparentes et elles finissent par disparaître ; en même temps, le cytoplasme, qui était homogène, montre des granulations brillantes et de petites vacuoles (fig. 3, c) ; le tube présente des différences de diamètre et il est plus ou moins contourné, ce qui semble indiquer l'exis-

tence d'une forte tension interne. Le cytoplasme se fragmente alors en zoospores.

Le thalle qui vient de se transformer en sporange, n'est pas un organe mort comme chez beaucoup de Chytridiacées : il se remplit à nouveau de cytoplasme et un nouveau sporange se forme à l'intérieur du premier (fig. 1, *e* ; fig. 2, *h* ; fig. 4, *c*).

Tel est le développement de ce parasite ; nous ignorons s'il possède une reproduction sexuelle ; dans nos cultures qui ont duré deux mois environ, il ne s'est rien produit qui puisse indiquer l'existence d'organes copulateurs ; nous n'avons même pas réussi à observer l'enkystement.

Examinons maintenant la question des affinités.

Le champignon que nous venons de décrire a des affinités multiples.

Comme le thalle tout entier se transforme en sporange, sa place est à la base de la famille des Chytridiacées avec les genres *Olpidium*, *Sphaerita*, *Nucleophaga* (1), dont il possède la simplicité d'organisation (2).

On ne saurait d'autre part éloigner ce genre des *Chytridium* et des *Rhizidium* ; il n'en diffère que par l'absence d'un système radiculaire simple ou ramifié ; la fonction de nutrition est accomplie ici par l'extrémité disciforme du thalle jouant le rôle de suçoir.

Mais si le *Rhabdium* est intermédiaire par son organisation entre les *Sphaerita* et les *Chytridium*, l'étude de son développement suggère la possibilité d'autres relations de parenté.

En effet, nous avons vu que la formation des zoospores était précédée d'une sorte de cloisonnement qui disparaît

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4e série, p. 202).

(2) Consulter, pour la bibliographie générale des Chytridiacées, A. Fischer : *Die Pilze* (Rabenhorst's Krypt. Flora, IV. Abth., 1892).

ensuite : ces phénomènes rappellent ceux qui se produisent dans le sporange des *Saprolegnia*.

De plus, la succession des sporanges dans un même thalle paraît excessivement rare chez les Chytridiacées : elle a lieu normalement dans notre champignon.

Les sporanges successifs s'emboîtent les uns dans les autres chez le *Saprolegnia*.

Il semble d'après cela que l'on puisse considérer le genre *Rhabdium* comme effectuant la transition entre les Saprolegniacées et les Chytridiacées ; en fait, s'il existait chez notre parasite un appareil végétatif distinct de l'appareil de fructification, nous n'hésiterions pas à le placer tout près des *Aphanomyces*, des *Pythium* et des *Saprolegnia* dont il possède la forme filamenteuse.

Il est probable que ce champignon est assez commun : s'il est resté inaperçu jusqu'ici, c'est à sa petitesse sans doute qu'il faut en attribuer la cause ; notre description permettra de le retrouver facilement et de l'étudier plus à fond ; la découverte d'organes reproducteurs sexués offrirait un grand intérêt pour justifier ou infirmer quelques-unes des conclusions que nous venons d'exposer sur ses affinités.

Supposons maintenant que nous ayons eu connaissance de l'*Harpochytrium* et du *Fulminaria*, quel devait être, dans ce cas, notre ligne de conduite ?

Nous n'hésitons pas à dire qu'il nous était impossible de réunir dans un même genre notre espèce et celle qui se développe sur le *Hyalotheca dissiliens*.

Dans la nôtre, le *sporange est sessile*, *fixé par un disque suçoir* à l'algue hospitalière ; dans l'*Harpochytrium Hyalothecae*, le sporange est *très longuement pédicellé* ; d'après Lagerheim, il se *continuerait probablement par des rhizoïdes* ; selon Gobi, c'est un *pédicelle plein*, provenant d'une *transformation directe* du flagellum.

On sait que la plupart des genres de Chytridiacées

sont établis sur de faibles différences existant dans la forme de l'appareil nourricier : celles que nous venons de constater entre les deux espèces à ce point de vue sont trop grandes pour justifier leur réunion dans un même genre : une autre raison nous en aurait empêché ; les zoospores du *Fulminaria* sont décrites comme ayant un *corps allongé*, *claviforme*, alors que les zoospores du *Rhabdium acutum* sont *sphériques*.

En résumé, nous avons le premier caractérisé le nouveau genre *Rhabdium*, en lui attribuant un *sporange sessile*, fixé par un *disque suçoir*, et possédant des zoospores *sphériques*, à un seul flagellum ; cette diagnose ne s'applique ni à l'*Harpochytrium* ni au *Fulminaria* ; il ne saurait donc être question de synonymie, ainsi que le propose Atkinson, puisque aucun genre avant le nôtre ne présentait ces caractères génériques. Nous avons à diverses reprises contribué à faire connaître l'appareil nourricier des Chytridiacées ; celui du *Rhabdium*, pouvons-nous dire, est unique jusqu'ici comme disposition et comme conformation.

L'espèce que nous avons étudiée sous le nom de *Rhabdium acutum*, avait cependant été déjà rencontrée ; le Dr S. Hedin l'avait recueillie au Thibet en compagnie d'algues dont la liste a été publiée par Wille (1) ; celui-ci, sur la foi d'un examen rapide, l'avait rattachée au genre *Harpochytrium* avec la diagnose suivante :

Famille Harpochytriaceae nov. fam. *Harpochytrium hedenii* n. sp. Weicht von dem *H. hyalothecae* Lagerh. da durch ab, dass der Stiel kürzer ist und an der Seite der sichelförmigen Zelle befestigt ist, die unten abgerundet, oben spitzig ist ; er kommt epiphytisch

(1) Wille : *Algen aus dem nordl. Tibet, von Dr S. Hedin in Jahre 1896 gesammelt* (Dr A. Petermann's Mitteilungen, Ergangz., no 131, p. 370-371, Gotha, 1900).

(nicht parasitisch) auf *Zygnema* Arten vor. Lokalität : 10°) (1).

Ainsi Wille n'avait pas remarqué le caractère sur lequel nous avons fondé plus tard notre genre *Rhabdium* ; il considérait cette espèce comme épiphyte ; il n'avait pas vu le disque suçoir et, par suite, il se croyait autorisé à placer cette forme dans le genre *Harpochytrium*.

En résumé, nous pensons que l'espèce qui vit sur les *Spirogyra* et les *Oedogonium*, devra porter désormais le nom de *Rhabdium hedenii*, pour sauvegarder à la fois la priorité du nom de genre et celui de l'espèce. D'un autre côté, *il est incontestable qu'elle n'a été connue dans son développement, dans son mode de sporulation, dans sa position systématique*, que par notre description.

Wille la considérait comme une algue et il était disposé à croire qu'elle représentait une forme réduite ayant perdu sa chlorophylle et s'étant adoptée à la vie saprophytique ; en 1903, il reprit le nom de *Fulminaria* dû à Gobi (2).

Nous devons nous demander ce qu'il faut faire de l'*Harpochytrium Hyalothecae* = *Fulminaria mucophila*. La réponse ne laisse pas d'être embarrassante, car l'espèce désignée sous ce nom est trop imparfaitement connue, ainsi que nous l'avons vu : il faudrait savoir si *ses zoospores ont réellement l'aspect et la structure* indiqués par Gobi ; pour se prononcer en connaissance de cause, il *faudrait également et avant tout être fixé sur la nature de son appareil nourricier* ; il semble assez vraisemblable de penser que s'il est tel que Lagerhein l'a décrit, le genre *Harpochytrium* devra être conservé dans les Chytridiacées à côté du genre *Rhabdium*.

(1) Wille : *Suss wasserquelle*, Sorgotsu-namaga, 30 octobre 1896, Tibet.

(2) Wille : *Algologische Notizen*, XIV. *Uber Cerasterias nivalis Bohlin* (Nyt Magazin f. Naturvidenskab, 41, p. 175, 1903).

Atkinson a repris l'étude de ces espèces ; il s'est attaché plus particulièrement à celle qui vit sur les *Spirogyra* et il a pu confirmer la plupart de nos observations ; seuls, quelques points d'importance secondaire restent en suspens ; nous les indiquerons en une revue rapide.

Ainsi, à propos du disque fixateur, il existe une légère divergence entre nos résultats ; celui-ci, d'après nous, tapisserait la face interne de la membrane, en contact direct avec le protoplasma ; ce serait un véritable suçoir au moyen duquel le parasite absorbe sa nourriture ; d'après Atkinson, le disque reste toujours séparé du contenu cellulaire par la lamelle interne de la membrane ; il se trouverait intercalé dans l'épaisseur même de la paroi.

Cette position du disque, si elle était exacte, en rendrait l'interprétation difficile ; aussi Atkinson n'ose-t-il se prononcer sur son rôle : il laisse indécise la question de savoir s'il s'agit là d'un appareil fixateur ou d'un organe d'absorption ; il se demande si le parasite emprunte sa nourriture à la paroi elle-même, bien que celle-ci ne présente aucune marque de dissolution ; ou s'il ne réussit pas à dériver à son profit, au travers de la lamelle interne qui le sépare du cytoplasme, une quantité suffisante de nourriture. Atkinson a rencontré une fois un sporange qui était fixé directement en parasite sur un autre sporange plus âgé, dont il a amené ultérieurement la dégénérescence ; cette observation est entourée de toutes les garanties d'exactitude ; elle aurait besoin cependant d'être confirmée, car nous ne connaissons pas de cas de ce genre dans la famille des Chytridiacées. Nous avons décrit autrefois un *Olpidium Sphaeritae* qui se développe en parasite, à l'intérieur du *Sphaerita endogena* (1), ce qui montrait qu'une Chytridiacée peut vivre en parasite aux

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chytridinées* (Le Botaniste, 1re série, p. 51).

dépens d'une autre espèce de cette famille ; mais le parasitisme *d'individu à individu dans une même espèce* est un fait plus *surprenant* chez les Champignons.

Les caractères du sporange sont assez concordants dans les deux descriptions : ainsi Atkinson a revu le cloisonnement transitoire qui précède la sporulation comme chez les *Saprolegnia* ; il a même constaté que la plasmolyse fait apparaître plus nettement les lignes transversales de division, comme s'il s'agissait de véritables cloisons. Ce savant a également assisté à la sortie des zoospores. Nous avions dit que le thalle qui vient de se transformer en sporange n'est pas un organe mort, comme chez beaucoup de Chytridiacées : il se remplit à nouveau de cytoplasme et un nouveau sporange se forme à l'intérieur du premier. La chose ne peut évidemment se produire que s'il reste au fond du sporange une portion de cytoplasme inutilisée dans la sporulation ; d'après Atkinson, ce cytoplasme est séparé du sporange par une cloison. L'origine de ce nouveau sporange succédant au premier n'est pas encore complètement élucidée ; nous avons montré que l'organisme jeune ne possède qu'un noyau ; ce noyau reste unique jusqu'au moment de la sporulation : il se divise alors en quatre, huit ou seize ; à quel moment se spécialise le noyau du sporange secondaire ? Il serait assez naturel de penser qu'il provient de la première bipartition ; l'organisme se diviserait *alors réellement en deux cellules*, l'une supérieure se développant immédiatement en un sporange, l'autre inférieure lui succédant plus ou moins rapidement. S'il s'agissait au contraire d'une portion de cytoplasme inutilisée dans la sporulation et ayant conservé l'un des seize noyaux, la signification serait entièrement différente, puisque, dans ces conditions, *le nouveau sporange devrait son origine à un élément de l'ancien, à une zoospore en réalité*. La première hypothèse est la plus acceptable, mais l'histo-

logie seule peut décider de son plus ou moins d'exactitude. Dans nos cultures, le nombre des zoospores ne dépassait pas seize ; Atkinson en a trouvé jusqu'à soixante; elles étaient alors disposées sur deux rangées. Atkinson a vérifié notre description des zoospores ; mais il n'a pas réussi à voir comment s'insérait le flagellum ; nous ne pouvons que confirmer ce que nous avons déjà dit à ce sujet.

Atkinson a rencontré sur une Conferve, la *Conferva utriculosa*, une espèce plus petite que la précédente et qui lui paraît distincte : il la désigne sous le nom d'*Harpochytrium intermedium* sp. nov. En même temps, il considère comme très possible que les trois formes qui vivent, l'une sur les *Spirogyra*, les *Œdogonium*, etc., l'autre sur les *Hyalotheca*, *Sphaerozosma*, etc., la troisième sur les Conferves, représentent maintenant trois espèces fixées au point de vue morphologique et biologique, grâce à l'influence de l'hôte qui s'est exercée, pendant une longue période de temps, sur une espèce unique très plastique.

Nous ne saurions nous rallier en aucune façon à ces conclusions : nous ne connaissons bien que l'espèce que nous avons décrite et qui vit sur les *Spirogyra* et les *Œdogonium* ; de l'*Harpochytrium hyalothecae* on ne sait presque rien, et encore les observations sont-elles absolument contradictoires : jusqu'ici rien n'est de nature à faire disparaître la distance qui existe entre un sporange sessile supporté par un disque suçoir et un sporange terminé par un pédicelle très long et très fin : selon toute apparence, ces différences sont génériques. Il suffit d'autre part de jeter un coup d'œil sur l'*Harpochytrium intermedium*, pour constater qu'il a tous les caractères d'un *Rhabdium* ; il semble même impossible de le distinguer de la forme qui vit sur les *Œdogonium*.

L'intérêt du genre *Rhabdium* est multiple, ainsi d'ailleurs que celui du genre *Harpochytrium* ; nous ne sommes

pas loin du point de contact avec les Flagellés, puisqu'un auteur comme Gobi n'a pas hésité à placer l'espèce qui vit sur les *Hyalothecà* parmi les Flagellés ; il commet à cet égard une erreur analogue à celle de Nowakowski, lorsqu'il plaçait dans les Chytridiacées une espèce à nutrition animale sous le nom de *Chytridium destruens* (1).

A cette limite, on trouve un certain nombre de genres qui pourraient être intercalés indifféremment soit avec les Monadinées zoosporées, soit avec les Chytridinées, si l'on ne faisait intervenir le mode de nutrition, comme nous l'avons indiqué à diverses reprises : ce sont en particulier les genres *Endomonadina* Dang., *Minutularia* Dang., *Sphaerita* Dang., *Nucleophaga* Dang., *Olpidium*.

Les trois derniers, qui possèdent la nutrition superficielle, sont à la base même du groupe des Champignons, à son point de contact avec les Flagellés. Le genre *Chytridium* et le genre *Rhabdium* montrent des tendances différentes dans la constitution de l'appareil nourricier ; la nutrition superficielle, qui chez les *Sphaerita* et les *Olpidium* s'effectue par toute la surface du corps, se localise en un disque suçoir pour les *Rhabdium*, en un filament d'abord simple et court, puis long et ramifié dans les *Chytridium* et les *Rhizidium* ; à cet égard, le genre *Harpochytrium* se rapprocherait plutôt de certains *Chytridium*, comme le *Ch. sphaerocarpum*, dont le sporange n'a qu'un petit filament basilaire ; cette dernière disposition s'est montrée apte au perfectionnement, et le filament nourricier est bientôt devenu un mycélium ramifié dans les espèces plus élevées en organisation ; le disque suçoir n'a pas eu la même destinée : nous ne voyons pas qu'il se soit perfectionné, et cela explique qu'il ne se rencontre pas plus souvent. En fait, le genre *Rhabdium* est le seul, de tous les Champignons, à présenter cette disposition.

(1) Nowakowski : *Beitr. z. Kennt d. Chytrid.* (Cohn's Beitr., II, 1877).

Nous ne discuterons pas l'opinion de Wille qui le place dans les Algues et le considère comme une forme réduite ayant perdu sa chlorophylle et s'étant adapté à la vie saprophytique ; nous avons déjà dit ailleurs pourquoi nous ne pouvions accepter d'entrer dans cette voie qui nous paraît contraire non seulement aux principes généraux de l'évolution, mais encore avec les faits les mieux établis.

On sait que, chez les Chytridiacées, l'individu se transforme tout entier d'abord en un seul sporange (*Olpidium*, *Sphaerita*, etc.), puis en plusieurs (*Catenaria*, *Lagenidium*, *Myzocytium*) ; mais, dans ce dernier cas, chacun des sporanges a un orifice distinct pour la sortie des zoospores.

Si le genre *Rhabdium* n'a montré dans l'évolution aucun perfectionnement de son disque suçoir, il a réussi du moins à former parfois *plusieurs sporanges par individu* ; mais ces sporanges mûrissent successivement et utilisent la même ouverture pour l'émission des zoospores dans le milieu extérieur ; il ne sera pas sans intérêt de déterminer exactement, au point de vue histologique, l'origine de ces sporanges successifs.

L'histologie du genre *Rhabdium*, sans être complète, nous montre cependant l'existence de beaux noyaux nucléolés, avec granules chromatiques et membrane nucléaire ; ils se divisent incontestablement par téléomitose.

Selon toute vraisemblance, le genre *Rhabdium* est dépourvu de sexualité et il prend place au milieu des autres espèces qui présentent ce caractère. Tous les mycologues qui se sont occupés des *Hemiasci* comprenant les *Protomyces*, les *Taphridium*, les *Ascoidea*, ont été fort embarrassés pour leur trouver des affinités ; le problème est encore devenu plus difficile lorsqu'on a pu constater que l'asque, dans ces genres, ne présentait pas à son origine les phénomènes de karyogamie qui se rencontrent partout

ailleurs. C'est alors que nous avons donné cette explication très simple suggérée par notre étude du genre *Protascus* (1). Les *Hemiasci* dérivent des Chytridiacées asexuelles ; celles-ci n'ont pu leur transmettre que leur sporange, puisque le gamétange n'existait pas encore ; entre le sporange d'un *Rhabdium* ou d'une Chytridiacée voisine et le sporange dénommé asque d'un *Hemiasci*, il n'y a de différence notable que dans l'appareil locomoteur des spores : les zoospores des Chytridiacées sont aquatiques et se déplacent dans l'eau au moyen d'un flagellum ; les spores des *Hemiasci* sont aériennes et le flagellum, devenu inutile, a disparu : c'est ce que nous verrons dans le chapitre v, en étudiant le genre *Protascus*.

(1) P.-A. Dangeard : *Sur le nouveau genre Protascus* (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, t. CXXXVI).

CHAPITRE II.

Le *Myzocytium vermicolum* Zopf (Pl. II-V).

Cette espèce a été décrite par Zopf comme une variété du *Myzocytium proliferum* Sch. qui attaque un grand nombre d'algues vertes et plus particulièrement les Conjuguées et les Desmidiées ; c'est avec raison, selon nous, que Fischer a élevé cette variété au rang d'espèce (1).

Nous avons rencontré bien souvent, depuis une dizaine d'années, ce parasite dans nos cultures d'Anguillules ; comme on ne savait rien de lui au point de vue histologique, nous nous étions efforcé d'établir sa structure intime ; nous y avions réussi, sans trop de difficultés pour les différents stades de la reproduction asexuelle, mais nous avions été moins heureux avec les oospores et les anthéridies ; aussi avions-nous cru devoir retarder la publication de nos observations et attendre que celles-ci fussent plus complètes ; aujourd'hui, notre description peut s'étendre à la vie entière de l'espèce ; nous ne manquerons pas d'ailleurs d'appeler l'attention sur les points qui présentent encore quelque incertitude.

Le *Myzocytium vermicolum* pourrait être considéré comme une espèce très rare, si l'on en jugeait d'après la bibliographie qui s'y rapporte.

En réalité, ce parasite est très commun : on se le procure très facilement et il peut servir d'objet de démons-

(1) A. Fischer : *Die Pilze, IV, Abtheilung* (Dr L. Rabenhorst's Kryptog. Flora, 2e édition, Bd. I, 1892, p. 75).

tration dans les cours de cryptogamie. Nous allons indiquer le procédé dont nous nous servons, espérant qu'il pourra rendre quelque service à nos collègues ; il est de la plus grande simplicité. Il suffit de remplir de grands cristallisoirs avec du crottin frais de cheval ; on recouvre avec une lame de verre rodée, de façon à maintenir à l'intérieur du cristallisoir une humidité favorable au développement des Anguillules. Celles-ci ne tardent pas à se montrer en grand nombre ; elles forment de longs cordons blancs sur les parois de verre ; elles s'amassent sous le couvercle. Au bout de quelques jours, l'épidémie se déclare ; quelques Anguillules montrent des déformations dans lesquelles un œil exercé ne tarde pas à reconnaître l'action du *Myzocytium* ; bientôt la plupart des individus se trouvent envahis ; c'est par centaines et par milliers qu'on peut alors les recueillir avec les formations endogènes qu'ils contiennent.

Le *Myzocytium* se développe à l'intérieur des Anguillules en cordons simples, de longueur très variable : ils se cloisonnent en articles qui deviendront chacun un sporange. L'apparence de ces filaments cloisonnés présente deux manières d'être qui sont reliées entre elles par de nombreux intermédiaires ; les articles sont courts et se renflent plus tard en sporanges sphériques, ou bien ils sont cylindriques et allongés, et alors ils donnent naissance à des sporanges à contours elliptiques. La grosseur des sporanges présente des différences considérables qui sont en relation avec les conditions de la nutrition ; d'un autre côté, le nombre des sporanges d'un individu n'a rien de fixe ; il est parfois réduit à l'unité (Pl. II, fig. 3) ; souvent les sporanges sont réunis au nombre d'une dizaine (Pl. III, fig. 1) ; quelquefois ils sont accouplés par deux (Pl. III, fig. 2). Lorsqu'il y a un grand nombre de parasites à l'intérieur d'une Anguillule, il n'est pas toujours facile de déterminer exactement les limites de chacun, et les sporanges

eux-mêmes, pressés souvent les uns contre les autres, montrent des déformations considérables (Pl. II, fig. 1, 2).

On conçoit qu'avec les variations d'aspect qui résultent de la forme et du nombre des articles, de leur agencement, la détermination puisse présenter quelques difficultés; ainsi les sporanges qui restent isolés rappellent les *Olpidium* ; ceux qui sont réunis par deux ont été l'objet d'une méprise de Sorokin qui en avait fait le type de son genre *Bicricium* (1); il n'est même pas certain que le genre *Achlyogeton* ait une autonomie propre.

Le protoplasma vivant se montre granuleux sur les gros sporanges; une fois, en l'examinant ainsi, nous avons vu un granule tomber dans une des vacuoles, ce qui implique pour celles-ci l'absence de membrane ou de toute surface résistante (Pl. III, fig. 8).

Après coloration, on aperçoit dans les cordons du *Myzocytium* un grand nombre de petits noyaux qui sont dispersés dans un cytoplasme finement granuleux et vacuolaire (Pl. III, fig. 1, 2): ces noyaux sont de simples vésicules sphériques, nettement délimitées, qui contiennent quelques granulations chromatiques généralement orientées à la périphérie ; l'une de ces granulations est un nucléole ; mais il faut un peu d'attention pour la distinguer des autres. La même disposition existe après le cloisonnement ; les vacuoles sont nombreuses et les trabécules d'épaisseur variable; le nombre des noyaux augmente dans chaque sporange ; mais il nous a été impossible de suivre le mode de division nucléaire.

Lorsque les sporanges approchent de la maturité, le cytoplasme se dispose en une couche pariétale qui limite une grande vacuole centrale, formée sans doute par la réunion des vacuoles visibles aux stades précédents (Pl. III, fig. 9) : c'est dans la couche pariétale de cytoplasme

(1) Sorokin : *Aperçu systéma. des Chytridiacées* (Archiv. Bot. du Nord de la France, vol. II, p. 35).

que se trouvent les noyaux. Des lignes de granules s'établissent qui dessinent des espaces irréguliers polyédriques ; la vacuole centrale disparaît et le cytoplasme se fragmente en zoospores. A ce moment déjà, le sporange possède un col qui perfore la membrane de l'Anguillule et s'allonge ; ce col est plus ou moins gros, plus ou moins long (Pl. II, fig. 4, 5).

La cuticule de l'Anguillule, qui présente des striations transversales, se soulève en une calotte à cet endroit ; celle-ci se colore en rouge par la double coloration à l'hématoxyline et au picro-carmin, alors que partout ailleurs la cuticule conserve une teinte bleuâtre très faible. La cuticule est donc attaquée, semble-t-il, au niveau de la perforation par une substance sécrétée par le parasite, ce qui la rend plus sensible aux réactifs colorants (Pl. II, fig. 3, 4).

Il n'est pas rare qu'un même sporange possède deux cols pour la sortie des zoospores (Pl. II, fig. 4).

Il paraît que dans le *Myzocytium proliferum*, tout le contenu du sporange sort à l'extérieur sous forme d'une grosse vésicule, laquelle se fragmente ensuite en zoospores comme chez les *Pythium* ; nous pouvons affirmer que les choses ne se passent point nécessairement de cette façon dans le *Myzocytium vermicolum* ; la fragmentation des zoospores se fait dans le sporange ; un premier groupe de cinq ou six proémine en vésicule à l'extrémité du col (Pl. III, fig. 6) ; elles se dégagent bientôt et nagent vigoureusement à l'aide de leurs deux flagellums : celui d'avant est court : le second, qui est traîné à l'arrière, est plus long. Les autres zoospores sortent ensuite une à une du sporange.

La forme générale de ces zoospores est elliptique (Pl. III, fig. 7); leur cytoplasme est dense et sensiblement homogène; on ne distingue pas de gros globules oléagineux comme dans les *Chytridium* ; les réactifs colorants per-

mettent de voir à l'intérieur de chaque zoospore un noyau nucléolé central (Pl. IV, fig. 7).

Nous avons parfois observé des sporanges dans lesquels la sortie des zoospores n'avait pas eu lieu ou s'était produite incomplètement : les zoospores ainsi prisonnières montraient des débuts de germination (Pl. IV, fig. 1); à l'une des extrémités, ces cellules montraient un petit renflement qui leur donnait un peu l'aspect d'une levure ; d'autres, en moins grand nombre dans le sporange, et sans doute mieux favorisées sous le rapport de la nutrition, avaient grossi et semblaient vouloir atteindre à leur tour le stade de la sporulation (Pl. IV, fig. 4).

Nous avons pu comparer ces états avec ceux qui se produisent en liberté : parmi les zoospores qui nagent à la recherche des Anguillules, il en est quelques-unes qui s'arrêtent au milieu du liquide, perdent leur flagellum et commencent à germer. On voit apparaître à l'une des extrémités une protubérance incolore, tout comme s'il s'agissait d'une levure en voie de bourgeonnement, et le développement s'arrête ; parfois cependant le bourgeon se continue par un chapelet composé de trois ou quatre renflements (Pl. IV, fig. 1, 2, 3).

Si les zoospores ont réussi à se fixer sur une Anguillule, le développement continue. Nous avons pu suivre tous les détails de cette germination. Le cytoplasme abandonne progressivement le corps de la zoospore, passe dans le renflement ; la traversée de la cuticule de l'hôte a lieu par un canal très fin (Pl. IV, fig. 2, a). En dedans, le filament se renfle à nouveau, et c'est dans ce renflement que passe finalement tout le cytoplasme avec le noyau.

Les sphérules uninucléées endogènes provenant de la germination des zoospores sont le point de départ de nouveaux individus, soit que ceux-ci conservent la forme sphérique (Pl. III, fig. 3, 4), soit qu'ils s'allongent en filaments ; le noyau subit plusieurs bipartitions ; des

vacuoles se montrent dans le cytoplasme et lorsque les cordons se cloisonnent en articles, chacun de ceux-ci renferme dès le début un certain nombre d'éléments nucléaires.

La *reproduction sexuelle* intervient en fin de végétation : elle se fait au moyen d'oogones et d'anthéridies ; ces organes font ordinairement partie du même filament, mais ils peuvent également appartenir à des individus différents.

Les premiers stades du développement ressemblent à ceux d'un thalle asexué ; le filament se cloisonne en articles qui bientôt prennent un aspect différent. Tandis que ceux qui sont destinés à fournir les anthéridies restent cylindriques, les autres se renflent et deviennent des oogones ; assez souvent, sur le trajet d'un filament, deux oogones sont séparés par deux anthéridies contiguës (Pl. V, fig. 2) ; des sporanges ordinaires peuvent d'ailleurs être intercalés au milieu des gamétanges (Pl. V, fig. 13).

Au point de vue histologique, on peut établir certaines différences entre sporanges et gamétanges d'une part, entre oogones et anthéridies d'autre part.

Tandis que les sporanges ordinaires se montrent avec un cytoplasme granuleux, abondant et des vacuoles bien délimitées, les gamétanges ne possèdent qu'un cytoplasme raréfié à trabécules irréguliers. Les noyaux des sporanges sont mis en évidence avec la plus grande facilité ; ils sont nombreux ; leur structure est vésiculaire ; les noyaux des gamétanges sont en petit nombre, ils sont difficiles à apercevoir et à colorer, bien que leur nucléole soit plus gros.

Les gamétanges semblent être des sporanges arrêtés dans leur développement ; le nombre réduit des noyaux qui se trouvent dans les oogones et les anthéridies vient à l'appui de cette conclusion.

Ainsi, on trouve en général huit noyaux seulement à l'intérieur des oogones ; ils sont dispersés irrégulièrement dans les mailles du cytoplasme ; les anthéridies que nous avons pu observer ne possédaient chacune que deux noyaux, et nous avons tout lieu de croire qu'il en est ainsi au moins le plus souvent ; le cytoplasme de ces anthéridies a une structure réticulée irrégulière comme celle des oogones ; on y trouve parfois une grande vacuole centrale ; les noyaux occupent des positions variables ; souvent on en rencontre un à chaque extrémité de l'anthéridie (Pl. V, fig. 1-4).

On sait qu'au moment de la fécondation, l'anthéridie perfore la cloison qui la sépare de l'oogone ; son contenu passe dans le gamétange femelle. Nous avons observé un exemple de ce stade (Pl. V, fig. 4) ; le cytoplasme de l'oogone s'est retiré de la paroi en se contractant ; il renferme plusieurs grandes vacuoles ; ses noyaux ont disparu, à l'exception d'un seul que l'on aperçoit du côté de l'anthéridie ; celle-ci a commencé à déverser son contenu dans l'oogone : le noyau mâle arrive au voisinage du noyau femelle ; le cytoplasme de l'anthéridie renferme comme celui de l'oogone plusieurs grandes vacuoles ; à la place du second noyau, on aperçoit deux globules chromatiques dont l'origine exacte est bien difficile à déterminer : peut-être proviennent-ils d'une fragmentation suivie de dégénérescence du second élément nucléaire de l'anthéridie.

La fécondation dans le *Myzocytium* se produit donc entre deux gamètes privilégiés, comme chez l'*Albugo candida*, avec de légères différences qui portent sur le nombre des gamètes en présence dans chaque gamétange.

Dans le cas où une anthéridie se trouve intercalée entre deux oogones, il n'est pas impossible qu'elle puisse au moyen de ses deux gamètes assurer la fécondation dans les deux oogones.

Nous avons rencontré un aspect qui rappelle un peu celui du stade de zonation décrit chez les Péronosporées (Pl. V, fig. 5) ; mais, à cause des difficultés du sujet, nous avons dû renoncer au moins provisoirement à chercher s'il existe un coenocentre.

Après la réunion des cytoplasmes, l'oospore s'arrondit dans l'oogone et une membrane ne tarde pas à se montrer à la surface ; elle est encore simple et lisse ; les deux noyaux sont distincts et plus ou moins rapprochés l'un de l'autre ; des vacuoles se montrent dans le protoplasme (Pl. V, fig. 6).

Un peu plus tard, l'oospore est devenue uninucléée ; sous la membrane encore lisse, les réactifs dessinent un réseau formé par des hexagones (Pl. V, fig. 7) ; il correspond à celui que montrera un peu plus tard l'épispore. La membrane, en effet, augmente d'épaisseur et se subdivise en épispore et endospore ; tandis que l'endospore reste mince, l'épispore s'épaissit suivant les mailles d'un réseau ; elle semble ainsi perforée quand on l'examine de face (Pl. II, fig. 6 ; Pl. V, fig. 9) ; vue en section, la membrane paraît couverte de protubérances, qui ne sont autre chose que la coupe optique du réseau d'épaississement (Pl. V, fig. 10).

Nous avons obtenu des sections de ces oospores ; une grande vacuole tient la place du globule oléagineux qui se voit sur les exemplaires vivants ; dans le cytoplasme pariétal, d'apparence homogène, est situé un gros noyau nucléolé (Pl. V, fig. 10).

La germination des oospores a été observée après plusieurs mois de culture ; le protoplasme renferme alors une dizaine d'éléments nucléaires ; le globule oléagineux est remplacé par une vacuole et les noyaux sont disposés dans la couche pariétale de protoplasma (Pl. V, fig. 11-12). Nous n'avons pas assisté à la sortie même des zoospores, mais nous avons rencontré plusieurs œufs vides, qui

présentaient encore d'une façon très nette un col analogue à celui des sporanges. Le réseau d'épaississement qui recouvre ces oospores ne permet pas de les confondre avec d'autres formations. On peut donc affirmer que l'œuf du *Myzocytium* germe en un sporogone.

L'étude de cette espèce est intéressante à plus d'un titre :

1° Elle est extrêmement polymorphe, les sporanges étant sphériques, elliptiques ou diversement contournés ; de plus, l'individu est constitué, selon les cas, par un sporange unique ou par une chaîne de sporanges.

2° La perforation de la membrane de l'anguillule par le col du sporange n'est pas due à une simple cause mécanique : elle résulte d'une modification chimique de cette membrane qui est mise en évidence par les réactifs colorants.

3° La germination des zoospores se fait suivant un mode spécial très caractéristique et qui n'est pas sans analogie avec le bourgeonnement des levures.

4° La reproduction sexuelle montre une dégénérescence de noyaux, dans le gamétange femelle tout au moins ; par conséquent, nous avons affaire à un exemple de sexualité qui peut être considéré comme le prototype de celle des Péronosporées. Les phénomènes sont toutefois beaucoup plus simples, sans doute à cause du nombre plus réduit des noyaux de gamètes dans chaque organe. Ainsi, nous n'avons pas observé de traces appréciables de périplasme en dehors de l'œuf dans l'oogone. Il semble que la dégénérescence des noyaux du gamétange femelle soit la conséquence directe du nombre réduit des énergides mâles de l'anthéridie : cette propriété s'est transmise chez les Péronosporées, alors même que le nombre des noyaux de l'anthéridie augmentait.

CHAPITRE III

L'*Ancylistes Closterii* Pfitzer (Pl. VI-VIII).

L'*Ancylistes Closterii* est un parasite des Closteries qui a été très bien étudié par Pfitzer dans son développement et dans sa morphologie.

En 1885, nous avons obtenu, après trois mois de culture, la germination des oospores (1), et plus tard nous avons indiqué la structure plurinucléée du thalle et des organes de reproduction.

Les mémoires récents qui ont été publiés sur l'histologie des Péronosporées et la formation de l'œuf dans ce groupe, laissaient entrevoir le grand intérêt que pourrait présenter une étude histologique plus complète de l'*Ancylistes.*

Les derniers résultats que nous avons obtenus dans cet ordre d'idées nous paraissent mériter d'être exposés ici, car ils serviront peut-être à comprendre certains problèmes encore obscurs relatifs à la reproduction.

Une Clostérie attaquée par l'*Ancylistes* montre à son intérieur plusieurs filaments parallèles qui ne présentent d'abord aucune cloison ; ils peuvent provenir de la ramification d'un seul individu (Pl. VI, fig. 1) ; mais rien n'empêche que plusieurs parasites ainsi ramifiés puissent habiter ensemble la même cellule.

Les cordons du thalle sont disposés à la périphérie du chromatophore, et ils s'allongent rapidement de façon à

(1) P.-A. Dangeard : Note sur la germination de l'oospore de l'Ancylistes Closterii (Bullet. Soc. linnéenne de Normandie, vol. X, 1886).

atteindre les deux extrémités ; à leur intérieur se trouvent des noyaux qui sont espacés régulièrement (Pl. VI, fig. 1).

Ces noyaux sont sphériques ; ils possèdent une membrane, un nucléole central, et dans l'intervalle qui sépare la membrane du nucléole, on distingue un plus ou moins grand nombre de granulations chromatiques (Pl. VI, fig. 2, 3).

La multiplication des noyaux du thalle se fait par karyokinèse ; la division a lieu simultanément dans un même cordon ; elle s'annonce par une augmentation de volume du nucléole (Pl. VI, fig. 5), qui gagne la périphérie du noyau et finit par devenir extérieur à celui-ci (Pl. VI, fig. 6).

Pendant ce temps, la masse nucléaire se modifie ; les granulations chromatiques font place à une sorte de cordon recourbé en arc et qui représente le spirème ; celui-ci se fragmente en son milieu, donnant naissance à deux chromosomes qui sont disposés à droite et à gauche (Pl. VI, fig. 7).

Le fuseau nucléaire, à ce stade de la plaque équatoriale, est peu allongé : son axe est parallèle à celui du filament ; à l'un des pôles, se trouve le gros nucléole qui a d'abord la forme d'un croissant et qui s'arrondit ensuite ; nous n'avons pas vu à l'autre pôle de striations bien nettes.

Les deux chromosomes se dédoublent, sans qu'il soit possible de bien préciser le mode de segmentation ; les deux moitiés s'éloignent l'une de l'autre en restant unies par la substance fibrillaire et achromatique du fuseau (Pl. VI, fig. *c*).

Les chromosomes perdent de leur netteté ; les deux masses nucléaires opposées paraissent homogènes : elles ne sont plus réunies que par un trabécule qui disparaît ; pendant cette dernière partie de la division, l'ancien nucléole a disparu progressivement (Pl. VI, fig. *e*).

La division est terminée ; les granulations chromati-

ques reparaissent, ainsi qu'un nouvean nucléole (Pl. VI, fig. *f*).

Ce sont là des phénomènes de mitose bien caractérisés et nous les retrouvons avec les mêmes caractères dans les sporanges et dans les gamétanges.

Les sporanges résultent d'une fragmentation du thalle en articles ; les noyaux, tout en restant disposés sur une seule rangée, se groupent par quatre ou cinq, et des cloisons qui se produisent à peu près simultanément séparent ces groupes (Pl. VI, fig. 2).

Chaque article, bien qu'il ne fournisse pas de zoospore, est l'équivalent d'un sporange; il n'est guère possible d'en douter après une comparaison avec les autres Chytridinées, et en particulier avec le *Myzocytium* décrit précédemment. Ces sporanges (Pl. VI, fig. 3) augmentent beaucoup de diamètre ; à leur intérieur, on observe de grandes vacuoles ; ils possèdent huit noyaux généralement, quelquefois dix (Pl. VI, fig. 4). Il ne se produit donc qu'une division dans ces organes : le mode de groupement des noyaux indique qu'elle se fait plus ou moins obliquement par rapport à l'axe. Les noyaux des sporanges ont la même structure que ceux du thalle.

Chacun des sporanges présente du côté de la surface de la Clostérie une protubérance qui rappelle la papille de sortie des zoospores dans les autres Chytridinées ; mais, ici, cette papille, après avoir perforé la paroi, s'allonge en un filament dans lequel passe tout le protoplasma du sporange avec ses noyaux.

Ces filaments rayonnent en grand nombre du corps des Clostéries : nous avons indiqué autrefois comment le plasma progresse dans ces filaments ; nous nous contenterons donc ici de signaler la manière d'être des éléments nucléaires à ce stade de la dissémination.

Une première constatation montre que le nombre des éléments nucléaires n'augmente pas dans ces filaments ;

il reste ce qu'il était dans le sporange même ; on en compte par conséquent huit ordinairement (Pl. VIII, fig. 1, 3, 5).

D'un autre côté, il est intéressant de remarquer que ces noyaux non seulement s'allongent dans le sens de la croissance, ce qui est assez fréquent chez les Champignons, mais qu'ils prennent en même temps une forme spiralée. Cette disposition doit être due à un mouvement en hélice du protoplasma qui chemine dans ces tubes (Pl. VI, fig. 9 ; Pl. VIII, fig. 2).

Dans ces noyaux, le nucléole a fréquemment disparu ; lorsqu'il existe, il se trouve à l'une des extrémités ; la substance même du noyau est granuleuse et elle va en s'amincissant aux pôles (Pl. VIII, fig. 1).

Les tubes diminuent de diamètre au fur et à mesure qu'ils s'allongent : de temps en temps, le protoplasma se sépare par une cloison de la partie qu'il vient de quitter.

Lorsque le filament vient au contact d'une Clostérie, il l'enserre en se recourbant et en augmentant son diamètre jusqu'à devenir parfois vésiculeux à cet endroit ; les noyaux qui se trouvaient jusqu'ici espacés assez régulièrement dans la portion du tube en voie de croissance, se rapprochent, se raccourcissent, reprennent leur forme sphérique et leur structure normale ; c'est alors que se fait l'infection.

Le tube perfore la membrane de l'hôte, et par ce petit canal le protoplasma passe à l'intérieur de la cellule avec ses noyaux, en prenant tout d'abord la forme d'une vésicule (Pl. VIII, fig. 1, 3, 5).

Il résulte de cette description que l'organisme qui pénètre ainsi dans la Clostérie correspond à un agrégat, à une sorte de plasmode comprenant huit zoospores.

Il peut se faire que, le tube se ramifiant, les énergides se trouvent répartis d'une autre façon : il suffit sans doute que les rameaux contiennent au moins un élément

nucléaire pour être susceptibles de contaminer une cellule.

La non-dissociation des zoospores d'un sporange est un phénomène rare dans les Champignons inférieurs ; elle se rencontre assez fréquemment chez les Péronosporées, où les sporanges, désignés improprement sous le nom de conidies, germent en donnant tantôt des zoospores, tantôt un filament.

L'*Ancylistes Closterii* a été considéré par Pfitzer comme une espèce dioïque ; il semble bien en être ainsi dans la plupart des cas ; les individus mâles sont beaucoup plus grêles que les individus femelles ; mais on rencontre aussi des thalles monoïques. C'est ainsi que nous avons observé un filament cloisonné en articles qui remplissaient, les uns par rapport aux autres, le rôle d'anthéridies et d'oogones (Pl. VII, fig. 4).

La reproduction sexuelle se produit comme toujours en fin de végétation ; le thalle se cloisonne en articles qui sont des gamétanges, au lieu d'avoir la valeur de sporanges.

Le thalle femelle est constitué comme le thalle asexuel ; il est ramifié tout en restant d'abord continu sans cloisons ; le diamètre est supérieur à celui des filaments ordinaires ; mais la distinction n'est réellement facile qu'au moment du cloisonnement.

Les noyaux sont encore disposés sur une ligne ; les cloisons les isolent par groupes de six à huit (Pl. VII, fig. 1) ; les gamétanges femelles ainsi formés se distinguent des sporanges par leur protoplasma finement réticulé et l'absence de grandes vacuoles ; on remarque simplement que le protoplasma a déjà une tendance à se retirer des deux extrémités.

Les gamétanges sont, comme les sporanges, le siège d'une division nucléaire ; les stades ne diffèrent pas de ceux que nous avons décrits dans le système végétatif ;

nous nous sommes donc borné à les représenter schématiquement au moment de la prophase ; les noyaux sont encore disposés en ligne ; après la division, ils se trouvent sur deux rangs (Pl. VII, fig. 5).

Cette disposition permet de savoir si on a affaire à un jeune gamétange ou à un gamétange mûr prêt pour la fécondation ; on est ainsi amené également à reconnaître que si un grand nombre de gamétanges se constiuent avec huit noyaux, il en est d'autres qui n'ont au début que quatre ou cinq noyaux.

Le thalle mâle est plus grêle ; ce n'est pas sans difficulté qu'on arrive à le suivre sur une grande longueur, car ses branches sont entremêlées avec celles du thalle femelle ; son cytoplasme est plus clair et le nombre des noyaux beaucoup moins élevé que dans l'individu femelle ; ces noyaux se séparent par groupe de deux (Pl. VII, fig. 1, M) et les cloisons délimitent des anthéridies qui n'ont ordinairement que deux éléments nucléaires (Pl. VII, fig. 3, M). On observe également une mitose dans ces gamétanges mâles, ce qui porte le nombre des noyaux à quatre. La communication entre les anthéridies et les oogones se fait au moyen d'une branche copulatrice développée par l'organe mâle ; elle s'établit dès le début de la prophase dans l'anthéridie, si bien que les noyaux spermatiques, lors de leur passage dans l'oogone, offrent encore fréquemment la structure caractéristique de l'anaphase (Pl. VII, fig. 5) ; ils sont pyriformes, presque homogènes, et ne montrent encore aucun nucléole ; parfois, cependant, ils ont déjà repris l'aspect du stade de repos, avec nucléole, membrane nucléaire et granulations chromatiques (Pl. VII, fig. 4).

D'après ce qui précède et pour peu qu'on soit au courant de nos idées sur la sexualité, on voit très bien que quatre énergides, comparables à ceux du sporange et comme eux non dissociés, se trouvent en présence

d'un nombre beaucoup plus élevé d'autres énergides également non dissociés.

Libres dans le milieu extérieur, ces énergides ayant la valeur de gamètes copuleraient par deux pour donner des œufs, comme la chose se produit ordinairement ; réunis ainsi dans l'oogone, par l'intermédiaire du rameau copulateur, comment ces gamètes vont-ils se comporter ?

Les belles recherches de Stevens ont montré que chez les Péronosporées on rencontrait tous les intermédiaires entre la fusion par deux d'un grand nombre d'énergides mâles et femelles, ou simplement l'union de deux gamètes privilégiés fournis l'un par l'anthéridie, l'autre par l'oogone (1).

Le premier cas a pour type l'*Albugo Bliti*, où l'anthéridie déverse une centaine de noyaux mâles qui se fusionnent par paires avec les noyaux femelles : les noyaux spermatiques sont allongés, alors que ceux de l'oosphère sont sphériques.

Le second cas est celui du *Sclerospora* et de l'*Albugo candida*, où un seul noyau mâle s'unit à un seul noyau femelle, les autres noyaux de l'anthéridie et de l'oogone étant destinés à disparaître par dégénérescence.

Il semblait, *à priori*, probable que nous allions rencontrer quelque chose de semblable dans l'*Ançylistes* : le nombre réduit des noyaux spermatiques était de nature à faciliter l'observation, puisque le nombre des noyaux doubles provenant de la fusion nucléaire ne pouvait dépasser quatre ou cinq. A notre grande surprise, nous n'avons constaté aucun phénomène de copulation ; les noyaux spermatiques et les noyaux femelles passent à l'état de repos ; ils sont tous exactement sphériques, possèdent un nucléole central et une membrane nucléaire ; leur nu-

(1) Stevens : Gametogenesis and Fertilization in Albugo (Bot.Gaz. vol. XXXII, 1901).

cléoplasme extrêmement dense ne laisse apercevoir que difficilement les granulations chromatiques ; ils ne se distinguent par aucune différence appréciable et le nombre est toujours tel qu'il semble correspondre à la somme des noyaux de l'anthéridie et de l'oogone (Pl. VIII, fig. 6-9).

Ainsi on compte assez souvent dans les oospores, qu'elles soient jeunes ou âgées, une vingtaine d'éléments nucléaires qui peuvent se décomposer ainsi : $8 \times 2 + 2 \times 2 = 20$, ou bien on n'en trouve qu'une douzaine qui doivent être attribuées ainsi respectivement à l'oogone et à l'anthéridie : $4 \times 2 + 2 \times 2 = 12$. Les nombres intermédiaires que l'on rencontre sont dus à ce que les oogones se différencient parfois avec un nombre de noyaux variant de 4 à 8.

A partir du moment où le contenu de l'anthéridie s'est déversé dans l'oogone, celui-ci se renfle en tonnelet dans sa partie médiane, et de bonne heure la partie de membrane qui y correspond présente des traces très nettes de cutinisation. Le protoplasma avec ses noyaux se retire des extrémités en se contractant et il forme à droite et à gauche une cloison qui l'isole de la partie abandonnée. L'oospore à ce moment offre l'aspect d'un tonnelet ; une nouvelle contraction se produit ordinairement, et le protoplasma s'entoure alors d'une double membrane, l'extérieure plus mince, colorée en brun, et cutinisée, l'intérieure plus épaisse, incolore, à stries concentriques (Pl. VIII, fig. 8, 9). Cette oospore qui a un contour sphérique ou elliptique est arrivée à sa structure définitive ; le protoplasma est plus dense à la périphérie où se trouvent les noyaux ; le nombre de ceux-ci n'a subi aucun changement depuis le début ; ils se montrent avec le même aspect, et rien ne peut faire soupçonner l'existence d'une fécondation quelconque.

Cette fécondation se produit-elle plus tard au moment même de la germination ?

La chose est peu probable : nous n'avons pas eu à notre disposition de germinations d'oospores pour éclaircir ce dernier point ; c'est donc à ce moment précis du développement que devra se porter l'effort des chercheurs. Nous ne serions pas autrement étonné que le protoplasma du filament germinatif de l'oospore représentât un consortium de gamètes mâles et femelles non dissociés, mais ayant consérvé leurs noyaux indépendants; il y aurait là une nouvelle modalité de la reproduction sexuelle qui ne serait pas plus étonnante, à tout considérer, que celle qui a porté sur la reproduction asexuelle de cette même espèce : elle expliquerait l'absence de sporogone.

Les oospores de l'*Ancylistes* sont attaquées par un parasite que nous soupçonnons voisin des *Pythium* : il produit à leur intérieur des phénomènes de dégénérescence qui pourraient donner lieu à des erreurs, surtout dans les premiers débuts de sa pénétration (Pl. VIII, fig. 10).

On n'observe pas à l'intérieur des oospores le corpuscule découvert par nous autrefois chez les Saprolégniées et les Péronosporées, et désigné depuis sous le nom de cœnocentre ; le cytoplasme est d'abord très finement réticulé ; puis il se montre de plus en plus dense et devient granuleux ; enfin, sur les exemplaires fixés, on remarque deux ou trois vacuoles qui sur le vivant sont remplies par des globules oléagineux.

Cette espèce se montre l'une des plus intéressantes de tout le groupe pour diverses raisons que nous allons énumérer.

1° Les mitoses sont très différentes de celles qui ont été décrites par divers auteurs chez les Saprolégniacées et les Péronosporacées ; dans ces dernières familles, le fuseau est intranucléaire et le nombre des chromosomes assez élevé, de 12 à 16, suivant les estimations de Wager (1).

(1) Wager : On the structure and reproduction of Cystopus candidus (Ann. of Bot. Bd. X).

La division nucléaire chez l'*Ancylistes* se rapproche par tous ses caractères de celle qui a été décrite par notre ancien préparateur Sappin-Trouffy chez les Urédinées, et qui a été très bien étudiée depuis par R. Maire chez un grand nombre de Basidiomycètes (1).

Il semble donc y avoir parmi les Champignons inférieurs deux types de mitose assez différents : l'un, qui se rencontre déjà chez les Vampyrelles, ancêtres cependant fort éloignés (2), se retrouve dans le *Polyphagus Euglenae* (3), les Péronosporées, les Saprolégniées, et se continue avec un caractère général chez les Ascomycètes.

Le second qui est particulier aux Basidiomycètes et que nous venons de retrouver dans l'*Ancylistes*.

Il serait prématuré de vouloir en tirer des conclusions, cependant on ne peut manquer d'être frappé des différences que présente la division nucléaire chez les Basidiomycètes et les Ascomycètes ; et pour notre part, nous sommes persuadé qu'on pourra tirer de ce caractère des renseignements utiles au point de vue phylogénique.

2° Si nous examinons les diverses manières d'être des gamétanges soit chez les Chytridiacées, soit chez les Saprolégniacées et Péronosporacées, soit chez les Mucoracées, nous voyons que le type de l'*Ancylistes* est nettement caractérisé, malgré l'incertitude qui règne encore sur la partie finale du phénomène sexuel.

En admettant qu'au moment de la germination de l'oospore, un certain nombre de gamètes soient sacrifiés, cette dégénérescence serait en tous cas fort tardive, alors que partout ailleurs elle est précoce, soit qu'elle porte sim-

(1) R. Maire : Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes (Thèse, 1902).

(2) P.-A. Dangeard : Etude de la karyokinèse chez la Vampyrella vorax (Le Botaniste, 7e série, p. 131).

(3) P.-A. Dangeard : Recherches sur la structure du Polyphagus Euglenae (Le Botaniste, 7e série, p. 212).

plement sur les énergides du périplasme (*Albugo Bliti*), soit qu'elle s'étende également à la plupart des énergides de l'anthéridie et de l'oosphère (*Albugo candida*) ; par cette persistance des énergides sexuels et probablement par l'absence de fusion des noyaux, l'oospore de l'*Ancylistes* constitue une exception remarquable.

CHAPITRE IV

LES MUCORINÉES.

Les travaux de Brefeld, de Van Tieghem, de Bainier, etc., nous ont fait connaître un grand nombre de genres et d'espèces de Mucorinées, la morphologie de leurs organes reproducteurs et les conditions de leur culture.

On a essayé d'autre part de fixer leur structure histologique : c'est ainsi que nous trouvons dans un mémoire de Schmitz (1) quelques détails sur la présence des noyaux dans le thalle du *Mucor racemosus* et du *Chætocladium Jonesii*. Un peu plus tard, Vuillemin (2) signale également des noyaux dans le protoplasme des *Pilobolus*, et il soupçonne leur existence dans la zygospore du *Mucor heterogamus*.

Il y avait place pour un magnifique travail d'ensemble, et en 1894, nous nous associons un élève de notre laboratoire pour publier les premiers résultats obtenus (3); à la même époque, nous provoquions du côté des Urédinées un effort analogue. Tandis que ce dernier donnait une abondante moisson, le premier fut tel (4) que nous fûmes

(1) Schmitz: Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten (*Verh. d. natur. Ver. d. Preussischen Rheinlande*, Bonn, 1879, 4e série).

(2) Vuillemin: Etudes biologiques sur les Champignons (*Bull. de la Société de Nancy*, t. VIII, 1886).

(3) P.-A. Dangeard et Maurice Léger: Recherches sur la structure des Mucorinées (*Comptes rendus Acad. sc.*, 19 février 1894). — La reproduction sexuelle des Mucorinées (*Id.*, 5 mars 1894).

(4) Maurice Léger : Recherches sur la structure des Mucorinées. Poitiers, 1895.

obligé de dégager notre responsabilité au sujet de descriptions que nous savions être manifestement erronées (1).

Une note de Grüber, en confirmant nos appréciations, est venue heureusement remettre les choses au point : il a prouvé en particulier que les « sphères embryonnaires » n'avaient jamais existé que dans l'imagination de leur auteur. Ce savant a étudie la manière d'être des noyaux dans les zygospores jeunes et dans les zygospores âgées de plusieurs semaines; partout il a trouvé de nombreux noyaux nucléolés. Avec des zygospores âgées de 8 à 14 jours, les noyaux sont plus nombreux dans la couche pariétale que dans la partie centrale, mais sans qu'aucune différence puisse être constatée dans leur structure. Dans les zygospores âgées, la répartition des noyaux dans le cytoplasme est plus égale. Grüber ignore le sort des noyaux pariétaux, mais il serait assez disposé à penser que les noyaux du centre subissent une Copulation : « Dass auch bei Sporodinia zwischen den im Centrum der Zygote zuruckbleibenden Kernen eine Copulation stattfindet, ist, wenn auch nicht direct beobachtet, so doch sehr wahrscheinlich (2) » ; c'est l'opinion que nous avions déjà émise en 1895.

Malgré leur intérêt, les observations de Grüber ne donnent pas la solution du problème de la fécondation chez les Mucorinées. Tandis que cette fécondation est connue maintenant un peu partout, on ignore encore comment se comportent les noyaux dans les gamétanges des Mucorinées; la chose surprend d'autant plus que dans cette famille les phénomènes morphologiques

(1) P.-A. Dangeard : Considérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycètes (*Le Botaniste*, série IV, 1895).

(2) Edouard Grüber : Ueber das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporen von *Sporodinia grandis* (*Bericht. d. deut. Bot. Gesellsch.* Bd. 19, 1901, p. 55).

de la sexualité ont été connus bien avant qu'on les soupçonnât dans la plupart des autres végétaux : en 1803, Vaucher avait soutenu que la conjugaison des Spirogyres est un acte sexuel ; en 1820, Ehrenberg fait connaître ses observations sur la conjugaison d'une Mucorinée, le *Syzygites*, qui est devenu depuis le *Sporodinia.*

Pour donner un aperçu de l'évolution de la sexualité chez les Champignons, nous avions besoin d'être fixé sur les transformations qui se produisent dans le gamétange des Mucorinées.

Après avoir constaté que le *Sporodinia grandis* n'est pas très favorable à cette recherche, à cause du trop grand nombre de noyaux que contiennent les gamétanges, notre choix s'est arrêté sur une espèce de *Mucor* du type *M. racemosus*; elle peut être identifiée avec le *Mucor fragilis* décrit par Bainier (1); cet auteur a distingué comme espèces un certain nombre de formes de *Mucor* qui ont une grande ressemblance avec le *Mucor racemosus*; le *M. fragilis* en est une : sont-ce là des races ou des variétés ? Nous l'ignorons. Au point de vue qui nous occupe, la chose n'a qu'une médiocre importance.

1° *Mucor fragilis* Bainier (Pl. IX-XII).

Ce Mucor se cultive facilement sur un grand nombre de milieux ; colle de farine, jus de pruneaux, etc.; sur cette dernière culture, on obtient facilement des zygospores, ainsi que l'a constaté Bainier. Cette espèce se montre donc très favorable à l'étude des phénomènes sexuels, d'autant plus que les noyaux ne sont pas trop nombreux dans les filaments copulateurs.

(1) Bainier: Nouvelles observations sur les zygospores des Mucorinées (*Ann. Sc. nat., Bot.*, t. XIX, 1884, p. 209).

Nous ne dirons rien du système sporangial ; les pédicelles qui portent les sporanges sont ramifiés suivant le mode bien connu du *Mucor racemosus* : à chaque ramification, il existe une cloison sur l'axe immédiatement au-dessus du point de départ du rameau. Le cytoplasme s'accumule dans le renflement sporangial avec de nombreux noyaux ; il devient réticulé vacuolaire ; il forme ensuite une calotte plus ou moins épaisse qui tout à l'heure se séparera à sa base par une cloison du reste du cytoplasme pour former la columelle. Le protoplasme très dense de la calotte est traversé par des travées incolores rayonnantes qui s'étendent progressivement et se coupent suivant des angles variables ; d'autres travées plus irrégulières découpent les spores en se disposant plus ou moins parallèlement à la surface du sporange ; ces spores, d'abord polyédriques, contiennent ordinairement de 2 à 5 noyaux dans un cytoplasme dense ; plus tard, elles s'arrondissent et se recouvrent d'une membrane qui laisse difficilement passer les réactifs.

Les choses se passsent donc comme dans le *Sporodinia* (1).

Les chlamydospores se forment abondamment chez le *Mucor fragilis* et elles ne diffèrent pas de celles qui ont été décrites dans le *Mucor racemosus* (Pl. IX, fig. 13).

Il suffit de semer des spores dans une solution légèrement sucrée pour observer au bout de 48 heures de nombreux renflements sphériques sur le trajet des filaments et des rameaux (Pl. IX, fig. 6) : ces renflements qui possèdent de 6 à 12 noyaux peuvent germer immédiatement ou passer à l'état de repos : au bout de 6 à 7 jours, la culture offre un grand nombre de ces chlamydospores sphériques renfermant de nombreux globules oléa-

(1) Harper : Cell. Division in Sporangia and Asci (*Ann. of Botany*, vol. XIII. Décembre 1899, p. 467).

gineux, alors que les filaments du thalle sont vides de protoplasme (Pl. IX, fig. 7).

Dans les cultures ordinaires faites en vue de l'obtention des zygospores, on trouve également une grande quantité de chlamydospores ; elles sont parfois accumulées en véritables amas et produites par plages à côté des gamétanges ; d'autres fois, elles sont intercalées avec ceux-ci et elles peuvent même se trouver au voisinage sur les mêmes rameaux. A maturité, elles sont de couleur sombre comme les zygospores : leur contour est sphérique ou elliptique (Pl. IX, fig. 8-12) ; au début de leur formation, le protoplasme est dense avec grandes vacuoles ; ces vacuoles se fusionnent plus tard en une vacuole centrale qui renferme une goutte d'huile : tout autour le cytoplasme est d'une grande densité et formé par des sphérules qui se touchent. La triple coloration de Flemming colore en violet une mince enveloppe autour de la vacuole, comme si la goutte d'huile se trouvait enveloppée d'une mince pellicule *albuminoïde*. L'épispore est noire, peu épaisse en général : au-dessous se trouve une membrane incolore à stries concentriques ; ces deux membranes, *épispore* et *endospore*, opposent une grande résistance aux réactifs, et les noyaux ne deviennent visibles que sur des sections : leur nombre est de 6 à 12 en moyenne ; ils sont globuleux et possèdent un gros nucléole.

Les zygospores sont apparues par centaines dans nos cultures avec une végétation étouffée : elles se trouvent à la surface même du substratum ou dans la partie du thalle qui l'avoisine. Les filaments qui portent les gamétanges sont de faible diamètre ; on peut remarquer fréquemment que dans ces filaments tous les rameaux sont souvent porteurs de gamétanges (Pl. XII, fig. 1) ; c'est donc par plages qu'on observe la copulation des gamétanges. Sur le très grand nombre de zygospores qui se

trouvent ainsi formées au voisinage, beaucoup avortent, faute de nourriture ; elles se vident, ainsi que le thalle, au profit des zygospores les plus favorisées. Les rameaux copulateurs sont en général d'un diamètre bien supérieur à celui des filaments porteurs ; mais il y a sur ce point de très grandes variations. Il arrive que les deux gamétanges sont inégaux, et l'inégalité peut se manifester jusqu'à la maturité ; dans ce cas, le renflement qui constitue la zygospore n'intéresse parfois que l'un des gamétanges (Pl. IX, fig. 3). Ce mode a été décrit comme une formation d'azygospore très fréquente chez le *Mucor fragilis* ; il arrive en effet parfois que la cloison moyenne persiste entre les deux gamétanges inégaux ou égaux (Pl. IX, fig. 2, 5) ; et alors il s'agit bien d'azygospores ; mais avec l'inégalité précédente, la cloison peut également disparaitre, et nous avons, malgré les apparences, une véritable zygospore (Pl. IX, fig. 3).

Le fait que les gamétanges sont quelquefois de taille inégale soulève une foule de questions intéressantes dont nous parlerons plus loin ; nous devons d'abord porter notre attention sur la formation normale des zygospores.

L'étude de ces zygospores nous a retenu longtemps. Dans cette espèce, les deux gamétanges en présence sont en général d'assez petite taille, et c'est par une augmentation ultérieure de volume que la zygospore s'arrondit et prend sa taille définitive.

Examinons d'abord les jeunes gamétanges en présence : ce sont deux extrémités de rameaux qui se touchent à leur extrémité ; ces rameaux sont ordinairement disposés à angle droit sur le filament porteur : ils sont en contact depuis le moment même de leur formation, car on n'en trouve pas de séparés. Le cytoplasme s'accumule dans ces rameaux avec un nombre variable de noyaux, ordinairement de 20 à 40 (Pl. X, fig. 2) : nous avons parfois

observé à ce moment une grande vacuole (Pl. X, fig. 1); la membrane basilaire apparaît, délimitant chacun des gamétanges ; il est probable qu'elle naît à la façon d'un diaphragme dont l'ouverture centrale diminuerait de plus en plus comme chez les Ascomycètes : dans ce cas, le pore qui occupe le milieu de la cloison aurait la même origine que chez les Ascomycètes.

Les deux gamétanges sont cylindriques ou légèrement renflés, leur membrane est mince ; le cytoplasme qu'ils contiennent est dense, finement granuleux ; les noyaux sont sphériques à très petit nucléole et contiennent un nucléoplasme homogène achromatique (Pl. X, fig. 3, 4).

Bientôt la membrane de séparation disparaît, et sous la membrane primitive une seconde membrane se forme qui présente des plaques irrégulières et brunes ; ces plaques sont l'ébauche des futures épines ou protubérances de la zygospore ; ces plaques apparaissent de bonne heure (Pl. X, fig. 6).

Il est extrêmement facile ici de se rendre compte de l'erreur de ceux qui ont considéré la membrane colorée en brun comme une transformation de la membrane primitive des gamétanges : sur des sections, on distingue parfaitement et pendant longtemps l'enveloppe extérieure incolore qui recouvre la membrane cutinisée à protubérances ; cette dernière ne se cutinise qu'à l'endroit des épines ; c'est ce qui lui permettra de suivre l'extension considérable de volume que va subir la zygospore ; le mode de formation de cette couche charbonneuse sera étudié en détail plus loin, à propos de la zygospore du *Sporodinia*.

Après la disparition de la membrane de séparation des gamétanges, la zygospore se renfle en tonnelet : son contenu est dense et chromatique ; le nombre total des noyaux varie entre 40 et 100 environ.

En examinant de nombreuses sections, nous avons pu

noter les changements suivants : le cytoplasme, de dense qu'il était (Pl. X, fig. 3-6), devient vacuolaire, et les noyaux augmentent de volume (Pl. X, fig. 7-10) ; ce sont surtout les nucléoles qui se montrent gros et chromatiques ; les vacuoles sont au début grandes et espacées ; leur nombre augmente rapidement : les noyaux sont assez régulièrement distribués, soit qu'on les examine sur des coupes longitudinales, soit qu'on les regarde sur des sections transversales. On ne remarque jusqu'ici aucune différence entre eux, et il semble qu'aucune division n'est encore intervenue depuis la mise en contact des protoplasmes.

La zygospore va atteindre son volume définitif : elle passe de la forme tonnelet à la forme sphérique ; les protubérances sont bien développées et plus ou moins coniques : elles sont creuses comme dans le *Sporodinia*. C'est à ce stade qu'un nouveau changement s'opère dans le cytoplasme : les vacuoles se multiplient et la structure devient alvéolée-réticulaire (Pl. XI, fig. 1-6).

Nous croyons pouvoir presque affirmer qu'il se produit une division nucléaire au début de ce stade.

En effet, à partir de l'instant où les deux gamétanges sont entrés en communication, les noyaux augmentent progressivement de grosseur et ils possèdent un gros nucléole ; l'intervalle compris entre la membrane et le nucléole reste incolore, homogène ou tout au moins peu chromatique : leur forme est sphérique.

Au moment où le cytoplasme devient écumeux, les noyaux prennent un contour ovale ou elliptique ; quelques-uns montrent nettement sur leur membrane un point colorable qui correspond exactement par ses caractères à celui qu'on a décrit sous le nom de centrosome chez les Ascomycètes ; le nucléole est plus petit que tout à l'heure, et à l'intérieur de la cavité nucléaire on remarque un réseau chromatique et même quelquefois des granules chromatiques (Pl. XII, fig. 3, 4). Il nous semble que ces changements

ne laissent guère de doute sur l'existence d'une mitose, dont nous avons ici les prodromes. Plusieurs fois, il nous a semblé apercevoir des plaques équatoriales avec le nucléole rejeté en dehors ; mais comme tous les noyaux n'avaient point ce même aspect, nous restons sur la réserve. Il est possible d'ailleurs que les divisions ne soient pas simultanées, car il ne faut pas oublier que les noyaux d'une zygospore proviennent de deux gamétanges différents.

Un peu plus tard, les noyaux, autant qu'on peut en juger par des numérations exécutées sur un grand nombre de zygospores, semblent avoir doublé en nombre, ce qui vient encore à l'appui de l'existence d'une mitose : ces noyaux redeviennent globuleux, avec un nucléole de moyenne grosseur ; le cytoplasme est très finement réticulé-alvéolaire. Nous arrivons au stade des *conjugaisons nucléaires*.

Déjà autrefois chez le *Sporodinia*, nous avions vu une différence de taille entre les noyaux à un moment donné ; en étudiant récemment des sections de zygospores dans cette epèce, nous n'avions pas été frappé au même degré par cette inégalité de grosseur ; Grüber n'en parle même pas. Nous ne nous étions point trompé cependant, car le *Mucor racemosus* offre le même phénomène dans des conditions qui écartent toute erreur d'appréciation.

Nous avons sur un grand nombre de zygospores retrouvé ces deux sortes de noyaux ; il ne s'agissait pas d'une chose accidentelle, puisque, d'après l'aspect du cytoplasme et sa structure, nous pouvions prévoir l'existence simultanée d'éléments nucléaires à gros nucléole et de noyaux plus petits. En les dessinant à la chambre claire pour fixer exactement tout à la fois leur position, leurs dimensions, leur structure et leur nombre, nous n'avons pas tardé à faire un certain nombre de remarques qui établissent l'existence d'une fécondation dans la zygospore des

Mucorinées au moment où cette zygospore atteint ses dimensions définitives.

Voici ce que l'on observe : 1° La proportion des gros et des petits noyaux est très variable dans une même zygospore : quelques cristaux de mucorine se voient dans le cytoplasme ;

2° Les petits noyaux ont une tendance manifeste à se grouper par deux, alors que les gros noyaux ont une dispersion irrégulière. Ce fait était à lui seul une indication, et nous n'avons pas tardé à observer tous les stades de la conjugaison par paires des petits noyaux : ces fusions nucléaires se produisent avec les mêmes caractères que chez les autres Champignons : ils arrivent d'abord au contact ; la membrane disparait en ce point ; les nucléoplasmes, qui ici sont achromatiques, se mélangent ; les deux nucléoles restent encore quelque temps distincts sous la même membrane, puis se fusionnent (Pl. XI, fig. 1-6) ; on a alors un noyau double de copulation qui s'arrondit et qui augmente encore légèrement de volume par la suite ; cet accroissement est sensible sur le nucléole unique qui arrive à être deux fois plus gros que les nucléoles primitifs.

En réalité, dans une même zygospore, on a donc des noyaux de trois grosseurs différentes : noyaux des gamètes, noyaux immédiatement après la copulation et noyaux de copulation plus âgés.

Comme les conjugaisons nucléaires ne se font pas toutes en même temps, la proportion de ces différents noyaux est variable : au début, tous les noyaux sont de même grosseur ; quelques-uns seulement sont rapprochés par paires ou sont déjà fusionnés.

Nous pensons que la mitose qui précède les conjugaisons nucléaires a pour effet de contribuer à mieux mélanger les noyaux des deux gamétanges par suite de l'intervalle toujours considérable qui sépare les spirèmes à l'anaphase : elle facilite donc les rapprochements sexuels ;

mais elle a un autre résultat plus important. Nous avons vu que les noyaux, au début de la formation de la zygospore, augmentent de volume et que leur nucléole grossit considérablement ; ils ont une membrane nucléaire épaisse : sous cette forme âgée, la conjugaison présenterait des difficultés. Après rénovation mitotique, les noyaux ont une membrane plus mince, et la copulation peut s'effectuer facilement.

Lorsque les conjugaisons sont terminées, l'ensemble de la zygospore correspond à un œuf composé : les noyaux doubles sont passés à l'état de repos et sont distribués assez régulièrement dans le cytoplasme ; celui-ci redevient alvéolaire : il accumule des substances oléagineuses dans ses alvéoles ; sa couche périphérique est un peu plus dense ; les alvéoles sont grandes et peu nombreuses ; la texture même du cytoplasme qui les entoure est parfois granuleuse.

Il n'est pas difficile de prévoir ce qui se passe à la germination, d'après ce que nous savons des Péronosporées : les noyaux entrent en division et passent dans les tubes germinatifs ; nous laissons à d'autres le soin de l'établir.

Les zygospores âgées possèdent un nombre d'éléments nucléaires qui, d'après nos numérations, varie ordinairement entre 80 et 120 ; ce chiffre semble correspondre exactement à la somme des noyaux que nous trouvons dans les deux gamétanges au moment de la réunion. Si nous avons, par exemple — ce qui est fréquent — des gamétanges avec une quarantaine de noyaux, l'œuf mûr en renfermera quatre-vingts ; mais il ne faut pas oublier que la zygospore pourra à un moment donné en contenir cent soixante, ce nombre se réduisant ensuite au fur et à mesure des conjugaisons.

Les deux gamétanges, même lorsqu'ils ne présentent aucune différence sensible de taille, ne renferment pas exactement le même nombre d'éléments nucléaires. La

question se pose de savoir ce que deviennent les noyaux qui ne trouvent pas à copuler. Ce que nous pouvons dire, c'est qu'en dehors des gros noyaux de copulation, on trouve dans la zygospore âgée des noyaux à membrane mince et à nucléole très petit ; ces derniers sont en général au voisinage de la membrane (Pl. XII, fig. 6, 7). On ne saurait guère y voir autre chose que des noyaux en voie de dégénérescence ; ils en présentent certainement tous les symptômes ; nous en rencontrerons souvent de ce type dans le trophogone des Ascomycètes, où la dégénérescence finale ne laisse prise à aucun doute. Nous admettrons donc que les noyaux qui ne trouvent pas à copuler disparaissent ; mais nous ne croyons pas à une dégénérescence normale portant sur un nombre déterminé de noyaux, comme la chose existe dans le périplasme des Péronosporées.

L'existence des azygospores soulève un problème plus difficile à résoudre ; pour arriver à un résultat satisfaisant, il faudrait pouvoir en obtenir une certaine quantité et les isoler des zygospores. Cette recherche offre de grandes difficultés et exigera beaucoup de temps. Nous avons dû nous contenter d'étudier les exemples qui nous tombaient sous les yeux (Pl. IX, fig. 1, 2, 5). Dans la fig. 1, l'un des gamétanges renferme trois ou quatre fois plus de noyaux que le second ; c'est un exemple analogue qui nous est offert par la fig. 2 : on voit que la cloison mitoyenne persiste ; enfin la fig. 5 nous montre chaque gamétange transformé en une azygospore. Les azygospores sont, à n'en pas douter, des gamétanges qui peuvent se développer par parthénogénèse ; vraisemblablement, on n'y rencontre ni conjugaisons nucléaires, ni mitoses, ni dégénérescences ; ces formations se comportent sans doute comme de simples kystes. La parthénogénèse est devenue possible grâce à l'afflux nutritif qui vient du thalle.

La zygospore elle-même reçoit longtemps après sa for-

mation des substances solubles fournies par le thalle ; elle peut utiliser aussi le produit de la dégénérescence des autres zygospores qui se trouvent dans le voisinage et dont un grand nombre meurent. A cet effet, la cloison basilaire des gamétanges reste mince ; elle offre en outre un pore central. Sous la cloison basilaire, les rameaux copulateurs montrent des traces de cytoplasme avec noyaux ; mais à cet égard il n'y a rien de régulier ; le cytoplasme est plus ou moins dense, plus ou moins trabéculaire ; le nombre des noyaux est assez élevé ou très réduit ; dans tous les cas, leur nucléole reste petit.

L'exemple du *Mucor fragilis* nous montre qu'il faudra s'adresser de préférence aux espèces qui possèdent des suspenseurs de petite taille, lorsqu'on voudra généraliser les résultats que nous venons d'exposer ; les espèces qui possèdent des gamétanges avec plusieurs centaines et même plusieurs milliers de noyaux, se montrent beaucoup moins favorables à des recherches de ce genre.

Sous la membrane charbonneuse hérissée de protubérances, on rencontre dans les zygospores âgées une mince paroi au contact direct du protoplasma ; elle correspond à la membrane épaisse qui se rencontre à la même place chez le *Sporodinia* : c'est l'*endospore* ; son apparition est tardive. D'après la nomenclature que nous avons adoptée pour des raisons qui seront exposées plus loin, la zygospore ne possède que deux membranes, l'*épispore*, cutinisée et colorée en brun, et l'*endospore*, de nature cellulosique. Le tout est recouvert par la membrane primitive des gamétanges.

2° *Sporodinia grandis* Link (Pl. XIII-XIV).

Cette espèce peut être facilement obtenue à l'automne sur divers Champignons, comme les Bolets et les Agarics ; elle s'y développe lorsque ceux-ci commencent à pourrir.

Il suffit alors de la transporter sur de la mie de pain maintenue humide pour avoir une culture de laboratoire qui fournira constamment et à toutes les époques de l'année des sporanges et des zygospores. Cette espèce nous avait déjà servi à montrer autrefois l'existence de nombreux noyaux dans les gamétanges des Mucorinées ; c'est également sur le *Sporodinia* que portent les dernières observations de Grüber. Ce savant s'est efforcé d'élucider la question de la fécondation, mais sans y parvenir ; il a eu du moins le mérite de faire justice de la théorie des sphères embryonnaires.

Lorsque nous avons voulu arriver à une solution au sujet des phénomènes reproducteurs chez les Mucorinées, nous nous sommes adressé tout naturellement au *Sporodinia* ; après avoir examiné de nombreuses sections de la zygospore à tous les âges, nous étions presque découragé ; nous avions bien cru apercevoir parfois des fusions nucléaires ; mais elles se voyaient assez difficilement, et un doute nous restait qui ne permettait pas la publication des résultats obtenus. C'est alors que nous avons étudié le *Mucor fragilis* ; les observations complètes faites sur cette espèce ne laissent prise à aucune incertitude sur l'existence dans la zygospore des phénomènes de fécondation.

La situation vis-à-vis du *Sporodinia* n'était plus la même ; nous connaissions à quel stade du développement de la zygospore il fallait chercher les fusions ; nous savions comment elles se faisaient ; aussi, malgré la difficulté spéciale qui résulte chez le *Sporodinia* du très grand nombre d'éléments nucléaires en présence, nous avons tenu à effectuer de nouvelles recherches sur cette espèce : nous avons donc repris à nouveau l'examen de nos préparations et nous en avons fait de nouvelles. Dans ces conditions, il nous a été possible de suivre les diverses modifications qui se produisent dans la zygospore ; les unes,

plus importantes, intéressent la fécondation : nous les exposerons tout d'abord ; les autres concernent la formation des membranes : nous les décrirons en dernier lieu.

Lorsque chaque gamétange a été délimité par une cloison basilaire, le nombre des noyaux qu'il contient dépasse un millier : ces noyaux se trouvent dans un cytoplasme dense qui devient bientôt finement réticulé. Les deux gamétanges entrent en communication par destruction de la cloison mitoyenne : celle-ci se détruit lentement à partir du centre ; les réactifs accusent alors une structure plus finement reticulée en ce point et aussi une plus grande chromaticité (Pl. XIII, fig. 2). On trouve quelquefois plus tard, après disparition de la membrane, deux arcs de cytoplasme à mailles très fines qui sont apparents dans chaque moitié au milieu du protoplasma général (Pl. XIII, fig. 1, 3). La zygospore subit à ce moment une augmentation de volume assez sensible, comme on le voit en comparant la fig. 1 et la fig. 2 de la planche XIV ; le cytoplasme devient réticulé-vacuolaire ; on aperçoit encore longtemps, suivant la ligne équatoriale, des traces plus chromatiques indiquant la position de l'ancienne cloison mitoyenne (Pl. XIII, fig. 3, 4) : le fait prouve que le mélange du protoplasma des deux gamétanges ne se fait que très lentement. A ce stade, on observe sur les sections une courbure concave de chaque côté de la zygospore : sous l'influence sans doute d'une poussée de liquide venant des suspenseurs, le cytoplasme se détache de chaque paroi basilaire et montre une courbure plus ou moins prononcée. Le diamètre longitudinal de la zygospore, celui qui correspond à l'axe des suspenseurs, diminue, tandis que le diamètre transversal augmente (Pl. XIV, fig. 2, 3, 4) ; la cloison basilaire finit par venir s'appliquer exactement sur la partie concave du protoplasma.

La section de la zygospore à ce moment ressemble donc à une lentille biconcave : les ornements caractéristiques

de la surface commencent à faire leur apparition ; les cristaux de mucorine sont nombreux aussi bien dans la zygospore elle-même que dans les suspenseurs, et le protoplasma forme sur les parois latérales une couche finement réticulée qui devient de plus en plus dense (Pl. XIV, fig. 3) ; cette couche s'étend bientôt sur toute la surface (Pl. XIII, fig. 5 ; Pl. XIV, fig. 4). On constate encore une augmentation de volume de la zygospore, dont les parois latérales tendent à perdre leur courbure, tandis que les protubérances de la surface s'accusent rapidement.

On peut affirmer que la zygospore ne renferme pas moins de quatre à cinq mille noyaux : d'après ce que nous savons du *Mucor fragilis*, il est extrêmement probable qu'une mitose s'est produite depuis le début de la formation des gamétanges, mais elle nous a échappé. Quoi qu'il en soit, tandis que le protoplasma de la couche pariétale est d'une grande densité, celui du centre est vacuolaire : les noyaux sont disposés irrégulièrement (Pl. XIV, fig. 7) ; les cristaux de mucorine sont de grosseur variable ; ils sont renfermés dans des vacuoles et se colorent en rouge par la triple coloration de Flemming (Pl. XIV, fig. 6).

Il se passe alors un temps assez long pendant lequel la couche épineuse de la membrane se trouve doublée en dedans par une membrane épaisse, incolore, à stries concentriques : c'est pendant cet intervalle que disparaît peu à peu la couche pariétale de protoplasma dense et que tout l'intérieur de la zygospore présente la structure vacuolaire. C'est sur des sections effectuées à ce stade que nous avons observé les conjugaisons nucléaires (Pl. XIV, fig. 8) ; ces conjugaisons n'ont pas lieu simultanément dans toute la zygospore ; on ne les rencontre que par plages, ce qui s'explique facilement : elles n'ont lieu, en effet, qu'au fur et à mesure des rencontres, lorsque les noyaux d'un gamétange se trouvent amenés au contact de ceux

du second par le mélange graduel et lent des protoplasmes. La fig. 8, dessinée à la chambre claire, est très démonstrative à cet égard et elle ne laisse aucun doute sur la réalité du phénomène ; on y voit tous les stades ordinaires de la fusion nucléaire, telle qu'elle existe dans divers cas de fécondation.

Dans la zygospore à maturité, la structure vacuolaire fait place à la structure alvéolaire : tandis que les alvéoles renferment de l'huile et des substances de réserve, le protoplasma des cloisons est comme parcheminé ; il dessine de grandes alvéoles assez régulières. Il faut d'excellentes préparations pour distinguer les noyaux ; ceux-ci forment çà et là des épaississements nodaux dans les cloisons ; ils sont souvent groupés au nombre de six ou sept ou davantage (Pl. XIV, fig. 9), alors qu'on n'en rencontre point sur un espace assez grand.

Les différences de taille que nous avons indiquées entre les noyaux de la zygospore dans le *Mucor fragilis* se rencontrent dans le *Sporodinia* ; elles sont dues aux mêmes causes ; mais elles sont moins faciles à saisir à cause du très grand nombre d'éléments nucléaires que renferme la zygospore.

Les zygospores âgées renferment des corpuscules chromatiques qui sont constitués par une substance dense, homogène, se colorant en rouge soit par la triple coloration de Flemming, soit par la double coloration au picro-carmin et à l'hématoxyline ; ces corpuscules sont ordinairement très gros (Pl. XIII, fig. 8 ; Pl. XIV, fig. 9, M) ; on en rencontre ordinairement deux ou trois par section (Pl. XIII, fig. 7) ; leur position n'a rien de fixe, et leur grosseur est variable à l'intérieur d'une même zygospore.

On doit se demander quelle est la nature de ces corpuscules et leur rôle.

Il faut tout d'abord écarter l'hypothèse d'une relation

directe avec les éléments nucléaires au milieu desquels ils se trouvent ; leur masse est sans structure ; ils sont renfermés à l'intérieur d'une vacuole ; ils sont de grosseur très variable ; leur position est quelconque.

On pourrait, avec plus de raison, chercher à identifier ces éléments avec ceux que nous avons découverts autrefois dans les oospores des Saprolégniées et des Péronosporées ; ces derniers, baptisés par les savants américains du nom de cœnocentres, joueraient un rôle important au moment de la fécondation : ils exerceraient une action attractive sur les noyaux sexuels et faciliteraient leur rencontre. Le cœnocentre de l'*Albugo* est celui qui ressemble le plus à ces globules chromatiques du *Sporodinia* et comme taille et comme propriétés ; nous avons même parfois retrouvé dans ces derniers un aspect semblable à celui qui a été dessiné par Stevens pour le cœnocentre d'*Albugo candida*.

La ressemblance est incontestable, mais l'analogie n'est pas complète : il me paraît certain que chez les Mucorinées les globules chromatiques n'ont aucune action chimiotactique sur les noyaux ; d'autre part, on retrouve des corpuscules semblables, mais plus petits, dans les suspenseurs ; enfin les articles du thalle après disparition plus ou moins complète du protoplasma renferment souvent des sphérules chromatiques qu'aucun caractère précis ne sépare des premiers.

Nous pensons que les gros corpuscules qui se rencontrent dans la zygospore âgée, au nombre de dix à vingt, ne sont autre chose que les cristaux de mucorine rencontrés aux stades précédents ; ils ont augmenté simplement de volume en perdant leur forme cristalline. Cette mucorine est une matière de réserve susceptible, tout comme la substance nucléolaire, d'être employée ultérieurement ; tandis que celle-ci est utilisée par l'énergie cinétique, la

première trouve son emploi au moment de la germination. Il se pourrait que la substance du corpuscule chromatique de l'*Albugo* fût de même nature : la faculté de cristalliser ou non doit tenir à des différences bien faibles de composition.

La formation de ces globules chromatiques prend quelquefois des caractères d'ordre pathologique ; certaines zygospores dont le cytoplasme présente des signes certains de dégénérescence arrivent à renfermer des centaines de sphérules colorables.

Notons encore que certaines zygospores sans cause apparente s'arrêtent dans leur développement ; nous en avons ainsi rencontré qui avaient formé leur couche charbonneuse et étaient entrées ensuite en dégénérescence sans avoir pu constituer la membrane plus interne ; il est assez naturel de supposer que, pour une cause ou pour une autre, la fécondation n'avait pu avoir lieu.

Dans le *Sporodinia*, le cytoplasme des suspenseurs reste abondant pendant tout le développement de la zygospore avec une structure variable, mais le plus ordinairement réticulée ; les nombreux noyaux qui s'y trouvent contenus n'offrent rien de particulier.

Le problème de la fécondation des Mucorinées étant résolu, nous avons cherché à élucider le mode de formation des membranes de la zygospore.

Le *Sporodinia* est particulièrement favorable à cette recherche, et pourtant jusqu'ici on n'est pas arrivé à des résultats concordants.

D'après Grüber, les membranes de la zygospore sont au nombre de trois : la plus extérieure, de couleur noire, cutinisée et garnie de protubérances, proviendrait de la membrane des gamétanges, tandis que les deux autres appartiendraient en propre à la zygospore.

Vuillemin, de son côté, a poussé très loin l'analyse de

ces diverses membranes, et nous reproduisons la note qu'il a publiée à ce sujet (1) :

« Pour former une zygospore, les filaments des Mucorinées émettent deux branches copulatrices dont les extrémités se soudent, puis s'isolent de leur support par une cloison.

« Les deux membranes qui constituent la cloison mitoyenne se fusionnent entre elles à la périphérie et disparaissent au centre, permettant ainsi l'abouchement des protoplasmes. La fusion des membranes, dont on n'a pu jusqu'ici préciser le mécanisme, s'effectue en deux temps, à des périodes et dans des conditions sensiblement différentes.

« Les branches copulatrices de *Sporodinia*, arrivées au contact, s'aplatissent par compression réciproque et forment un fuseau dont le plan transversal le plus large (Equateur) est occupé par une cloison mitoyenne. Cette cloison est d'abord formée de deux disques minces comme les membranes des filaments auxquels ils appartiennent, comme elles, se colorant en bleu par le chloro-iodure de zinc. Nous l'appellerons cloison mitoyenne primitive. Elle est bientôt doublée de chaque côté par une nouvelle assise un peu plus épaisse, plus réfringente, se teintant de jaune par le chloro-iodure, puis de violet quand l'action du réactif se prolonge. La nouvelle couche ne tapisse pas seulement la cloison mitoyenne primitive ; elle se continue sur les parois latérales des branches copulatrices jusque vers le niveau, où apparaîtront plus tard les cloisons isolant les gamètes.

« Donc, avant la séparation des gamètes, la membrane qui revêt l'extrémité de chaque branche copulatrice se compose de deux assises distinctes, indépendamment de

(1) Vuillemin : Sur une double fusion de membranes dans les zygospores des Mucorinées. (*Comptes rendus Acad. Sc.*, t. 137, 1903, p. 869.)

la portion périphérique du protoplasme qui lui sert de matrice. Chacune de ces assises se fusionne séparément avec sa congénère.

« *Première fusion.* — Les deux disques qui constituent la cloison mitoyenne primitive ne restent pas longtemps distincts ; ils se fusionnent bientôt en un seul. Mais, tandis que le cadre périphérique reste rigide, le cercle qu'il entoure se ramollit et prend un aspect spongieux, sans augmenter de volume.

« Ce phénomène serait difficile à reconnaître s'il n'était rendu manifeste par la rétraction concomitante des plasmas avec leur nouveau revêtement. Les extrémités des branches copulatrices se renflent en massue, s'arrondissent de nouveau et se décollent à la périphérie. Mais le cadre circonscrivant la cloison mitoyenne primitive demeure en place et maintient tendues les parois latérales primitives des branches copulatrices. Entre le manchon délicat formé par ces parois et les assises nouvelles revêtant le protoplasme, règne donc un espace annulaire à coupe triangulaire. Cet espace contient au début une masse spongieuse se colorant vivement en bleu par le chloro-iodure ; cette bouillie n'est autre chose que la substance du disque, digérée par les liquides transsudés à travers la nouvelle assise protectrice. Plus tard l'espace annulaire est vide ; les débris de la membrane mitoyenne primitive se sont déposés à la face interne du manchon, où ils forment une série d'épaississements médians.

« A ce moment les nouvelles assises qui revêtent les sommets des branches copulatrices sont arrivées à se toucher au centre, puisque le disque primitif est détruit ou refoulé à la périphérie. Une cloison mitoyenne secondaire est constituée.

« *Deuxième fusion.*— Lorsque les gamètes se sont isolés des branches copulatrices, la cloison mitoyenne secondaire se gonfle, puis disparaît à partir du centre ; elle

est digérée par les protoplasmes, qui, désormais, communiquent largement entre eux.

« A la périphérie, les membranes ne sont pas résorbées, mais se soudent et établissent la continuité entre les revêtements fournis par chaque gamète. A ce moment l'espace annulaire est encore visible ; il sera bientôt comblé par le gonflement de la zygospore.

« *Destinée des deux assises fusionnées*.— Dès que la cloison mitoyenne primitive est résorbée au centre, affermie à la périphérie, la couche superficielle de la membrane est individualisée et affranchie de tout lien avec le protoplasme nourricier. Ses modifications ultérieures seront entièrement passives ; nous nous proposons d'y revenir.

« Cette passivité, de même que sa situation, lui donne l'apparence d'une cuticule. Pour rappeler cette apparence et, en même temps, pour la distinguer des vraies cuticules auxquelles l'opposent son origine et sa constitution chimique, nous proposons de la nommer cuticelle externe.

« La seconde assise n'est autre chose que la couche charbonneuse. Nous venons de voir son apparition précoce. La seconde fusion de membranes, qui l'intéresse directement, ne marque pas le terme de son évolution. Ses ornements caractéristiques n'apparaissent en général, chez le *Sporodinia*, qu'après la résorption de la membrane mitoyenne. Chez le *Spinellus*, la remarquable situation de la surface est déjà ébauchée à ce moment, mais elle s'achève après cet acte important.

« La seconde fusion de membranes, pas plus que la première, ne marque donc pas un cataclysme dans l'évolution des enveloppes protectrices de la zygospore. La distinction établie d'après des vues théoriques, entre la membrane des branches copulatrices et la membrane propre de la zygospore, n'est pas confirmée par l'observation. »

Ces diverses opinions ne cadrent pas exactement avec

les nôtres, et nous allons exposer notre manière de voir, fondée sur une étude minutieuse de nos préparations.

1° Nous n'accordons aucune importance au fait que la membrane primitive des gamétanges se trouve doublée de bonne heure par une seconde couche qui se dépose à sa surface ; c'est un simple cas d'épaississement d'une paroi par apposition qui se produit tout aussi bien ailleurs. Il en résulte tout naturellement que le disque de séparation des gamétanges est formé de deux moitiés doubles : la digestion porte d'abord sur les deux membranes primitives au contact et s'étend ensuite à leur revêtement. C'est du moins de cette façon que nous interprétons la fig. 11 de la planche XIV : on y voit la disparition progressive de la cloison de séparation ; sa partie médiane en dissolution se colore en rougeâtre, alors que des deux côtés la couche de revêtement se gélatinise en restant incolore avec le procédé de Flemming. La substance rougeâtre médiane, qui disparaît la première, appartient bien à la membrane primitive, car on la retrouve en dehors formant un anneau à section triangulaire (Pl. XIV, fig. 10, 11).

Après digestion complète du disque, la paroi de la zygospore reste formée de la membrane primitive et de l'épaississement qui s'y est ajouté ; cette seconde membrane est plus teintée que la première : elle offre une assez grande épaisseur aux angles, où on distingue parfaitement des couches concentriques ; elle s'étend de là plus ou moins loin sur les cloisons basilaires, ainsi que le montre nettement la fig. 12, pl. XIV.

Les deux membranes dont nous venons de parler appartiennent, selon nous aux gamétanges : c'est alors que se forment les membranes propres de la zygospore.

2° La couche charbonneuse débute par des petits disques bruns situés à la partie interne de la seconde enveloppe des gamétanges et au contact (Pl. XIV, fig. 13) ; ces disques constituent chacun le fond d'un entonnoir dont

les bords s'accroissent en ordre centripète, alors que, dans l'intervalle, le cytoplasme abandonne une substance gélatineuse en stries concentriques (Pl. XIV, fig. 15). Cette couche charbonneuse est pour nous l'*épispore*; son origine n'a plus rien d'obscur : elle est constituée par des couches concentriques ; à l'endroit des épines, ces couches sont cutinisées : elles se colorent en rouge par les réactifs au début de leur formation et plus tard deviennent noires ; l'épaisseur en est plus grande au fond du godet que sur les bords ; entre les épines, ces couches sont gélatineuses incolores. Dans ces conditions, on s'explique facilement l'extension que peut subir cette membrane par suite de l'augmentation de volume de la zygospore. Lorsque cette croissance est terminée, les dernières couches se cutinisent de façon à réunir entre elles toutes les bases des protubérances.

La seconde membrane de la zygospore va faire maintenant son apparition : le protoplasme dépose successivement un très grand nombre de couches concentriques ; celles-ci restent incolores, la safranine leur communique une teinte rougeâtre ; à l'endroit de chaque godet, on observe naturellement une protubérance.

Nous désignons cette seconde membrane sous le nom d'*endospore* : c'est la mésospore des auteurs qui réservent le nom d'endospore à une troisième membrane qui recouvrirait directement le protoplasma. En réalité, cette troisième membrane n'existe pas, à moins de donner le nom de membrane à une simple pellicule albuminoïde ou à la dernière des couches concentriques de l'endospore.

A maturité, la zygospore ne possède donc que deux membranes, l'épispore épineuse et cutinisée et l'endospore épaisse et de nature cellulosique (Pl. XIV, fig. 5). En dehors, on retrouve plus ou moins longtemps les vestiges de l'enveloppe double des gamétanges.

Nous pensons que ces faits ont une certaine impor-

tance ; en effet, on a souvent avancé que la formation des épines ou des protubérances à la surface des oospores ou des spores était inconciliable avec la théorie de l'apposition. Or, nous venons de constater pour la zygospore des Mucorinées que les diverses membranes sont formées par des couches successives déposées en ordre centripète, suivant la théorie de l'apposition.

Fréquemment, nous avions été intrigué en constatant sur des oospores épineuses, comme celles du *Myzocytium*, une substance colorable entre les mailles du réseau d'épaississement ou entre les protubérances ; nous savons maintenant son origine et sa nature.

Enfin, pour les oospores contenues à l'intérieur d'un oogone, comme celles des Péronosporées, on admet généralement une intervention du périplasme dans la constitution de l'épispore et de ses protubérances : ce rôle devient maintenant fort problématique.

Dans ces nouvelles conclusions, nous n'entrons pas en discussion sur les points controversés : cela nous entraînerait trop loin, et d'ailleurs, si nous nous sommes trompé sur quelques détails, nous ne demandons pas mieux que de le reconnaître.

Nous appelons de tous nos vœux un mémoire d'ensemble sur cette famille des Mucorinées, si intéressante à tant d'égards : il semble que des efforts bien dirigés ne tarderaient pas à donner une ample moisson de faits nouveaux et intéressants.

Il ne faut pas oublier en effet que les Mucorinées constituent, d'après nos recherches sur la fécondation dans la zygospore, un groupe tout à fait spécial.

Prenons un végétal ou un animal quelconque ; il n'en est guère qui, soit au moment de la sporulation, soit tout au moins à la fécondation, ne revienne à la structure uninucléée. Comme exception, nous ne connaissons bien que les Vampyrelles, l'*Arcella vulgaris*, et ceux que nous avons

distingués sous le nom de Diplozoïdes (1) ; encore n'est-il par certain que ces êtres ne retournent pas à l'état de simple énergide lors d'une fécondation encore inconnue.

Pour les Mucorinées, rien de pareil : les spores renferment plusieurs noyaux ; la zygospore n'est à aucun moment uninucléée ; partout et toujours l'individu est composé ; jamais il ne revient à l'état de simple énergide ; au point de vue philosophique tout au moins, une exception de cette nature ne saurait passer inaperçue, puisqu'elle semble presque unique dans le monde vivant. Les Péronosporées, qui présentent chez quelques espèces un œuf composé, reviennent du moins à la cellule uninucléée au moment de la sporulation.

Cette situation actuelle des Mucorinées ne s'est pas produite sans transition : chez les *Pilobolus*, la formation des spores, dans le sporange, montre encore un vestige de la sporulation normale avec spores uninucléées ; les observations d'Harper, en effet, ont démontré que dans ce genre la différenciation des spores définitives plurinucléées était précédée d'une séparation du cytoplasme en « protospores » renfermant soit un seul noyau, soit un petit nombre de noyaux (2). La disparition de ce stade chez les *Sporodinia*, les *Mucor*, etc., doit être une conséquence plus ou moins lointaine de la non-individualisation des gamètes et de leurs énergides lors de la formation de l'œuf : c'est ainsi que l'on est arrivé à des êtres qui ne connaissent plus *ni pour eux-mêmes, ni pour leurs descendants, la nature simple de l'énergide.*

(1) P.-A. Dangeard : L'organisation du *Trepomonas agilis* (*Comptes rendus Acad. Sc.*, n° 26, t. 135). Contribution à l'étude des Diplozoaires (*Compt. rendus Acad. Sc.*, n° 12, t. 136).

(2) Harper : Cell-Division in Sporangia and Asci (*Ann. of Botany*, vol. XIII, 1899).

CHAPITRE V

LES HEMIASCI.

On a rangé jusqu'ici sous le nom d'Ascomycètes tous les Champignons qui forment leurs spores à l'intérieur de sacs désignés sous le nom d'asques.

En s'appuyant sur le mode de formation de l'asque, il devient possible de rectifier certaines assimilations complètement inexactes.

Tandis que la plus grande partie des Ascomycètes possèdent des phénomènes reproducteurs sexuels, quelques genres du groupe des *Hemiasci* en sont totalement dépourvus. Cette exception très remarquable peut s'expliquer simplement.

Les Ascomycètes dérivent, comme nous le savons, des Phycomycètes ; la différenciation n'a pas porté sur un type unique ; elle s'est faite sur plusieurs ; elle n'a pas eu lieu aux dépens des Phycomycètes supérieurs, Péronosporées et Mucorinées ; le point de départ se trouve chez les Chytridiacées, comme pour ces deux dernières familles.

La cause de cette différenciation est le résultat d'une modification dans l'habitat ; il y a eu adaptation progressive des espèces aquatiques à la vie aérienne.

Or, nous savons que les Monadinées zoosporées n'ont transmis aux Chytridiacées que leurs sporanges et leurs kystes ; un grand nombre de ces champignons sont donc dépourvus de phénomènes sexuels : ce sont ceux qui occupent la base de cette famille. Les autres ont réussi à

acquérir la sexualité, et nous connaissons les divers procédés employés pour assurer la réunion des gamètes (*Polyphagus*, *Myzocytium*, *Ancylistes*, etc.).

La transformation due au passage de la vie aquatique à la vie aérienne a porté indifféremment sur les deux groupes ; mais les espèces du premier groupe, qui proviennent des Chytridiacées inférieures, n'ont hérité que du *sporange asexuel* ou des *kystes*, alors que ceux qui ont pour ancêtres des espèces analogues au *Myzocytium vermicolum* présentent à la fois la reproduction asexuelle et la reproduction sexuelle : le seul sporange conservé est celui qui provient de la germination de l'œuf ; le sporange asexuel a été remplacé, comme chez certaines Péronosporées et Mucorinées, par des conidiophores, et les gamétanges eux-mêmes ont été rapidement transformés en gamétophores.

Ainsi donc, chez les *Hemiasci*, l'organe désigné sous le nom d'asque est un simple sporange asexuel à spores immobiles ; le thalle, autant qu'on le connaît actuellement, ne comprend que le stade sporophyte, alors que chez les véritables Ascomycètes au stade sporophyte succède le stade gamétophyte qui porte les périthèces et les asques.

La distinction entre le sporange des *Hemiasci* et l'asque des Ascomycètes ne pouvait être établie qu'à l'aide des études histologiques ; elle avait été soupçonnée cependant par plusieurs auteurs.

Brefeld n'avait pas été sans remarquer que certains genres d'Ascomycètes possédaient des asques semblables à des sporanges et il avait créé pour eux la classe des *Hemiasci* (1), qui comprenait les Ascoideen avec le genre *Ascoidea*, les Protomyceten avec le genre *Protomyces*, et les Theleboleen avec le genre *Thelebolus* ; d'après ce savant, cette classe des *Hemiasci* se rattachait aux Zygo-

(1) Brefeld : *Untersuch aus d. Gesammtg. d. Mykologie*, Heft IX, 1891, p. 352.

myceten, au niveau des Choanephoreen et des Rhizopeen, et elle se continuait avec la classe des Ascomycètes proprement dits dont elle *constituait la souche.*

Cette filiation pouvait être admise alors qu'on ne connaissait pas encore l'origine et la signification de l'asque ; mais il n'en est plus de même aujourd'hui : le sporange asexuel n'a pu donner naissance à l'asque, qui est un sporogone provenant de la germination de l'œuf.

La distinction des *Hemiasci*, faite par Brefeld, ne pouvait être qu'approximative, car ce savant n'avait pas les moyens de distinguer « les asques semblables aux sporanges » des asques ordinaires, c'est-à-dire les sporanges asexuels des sporogones ; nos recherches ont fait disparaître cette difficulté ; il suffit de voir si les prétendus sporanges ou asques ne présentent pas à leur naissance de phénomènes de karyogamie ; dans la négative, ce sont de véritables sporanges et nous avons affaire à des *Hemiasci ;* dans l'affirmative, ce sont des asques et nous avons affaire à de véritables Ascomycètes.

Après cette épreuve, nous aurons à retirer les Thélébolées des *Hemiasci*, pour les replacer dans les Ascomycètes (1).

Là, d'ailleurs, ne se bornent pas les conséquences de la distinction que nous venons de faire ; l'origine des *Hemiasci* se trouve reportée des Zygomycètes aux Chytridiacées inférieures, et ces champignons, *au lieu de former la souche des Ascomycètes*, *passent à l'état de rameau indépendant*, *se terminant en cul-de-sac.*

Nous conservons cette dénomination d'*Hemiasci* établie par Brefeld, en lui donnant un sens précis : *nous rangerons dans cette catégorie tous les genres qui possèdent des sporanges asexuels*, *donnant naissance à des spores immobiles.*

Les zoospores des Chytridiacées possèdent un ou deux

(1) Nous verrons, en effet, dans la seconde partie de ce Mémoire que l'asque des Thélébolées est un sporogone, puisqu'il présente à sa naissance les phénomènes de karyogamie caractéristiques de cet organe.

flagellums qui leur servent à se mouvoir dans l'eau ; ces organes sont devenus inutiles avec la vie aérienne, et ils ont disparu. Nous accordons en classification une grande importance à cette disparition des flagellums, parce qu'elle marque le début d'un nouvel état de choses ; mais les espèces qui les premières présentent cette modification ont encore tous les autres caractères des Chytridiacées ; et on peut avoir quelque scrupule à les en séparer. Nous ne l'ignorons pas, mais il en est ainsi un peu partout ; lorsque les flagellums apparaissent dans l'évolution aux dépens des pseudopodes, il existe des êtres comme les *Ciliophyrs* qui présentent alternativement des flagellums ou des pseudopodes ; il n'en est pas moins vrai que le groupe des Flagellés débute avec la première apparition des flagellums. Nous pensons qu'il doit en être de même ici ; les *Hemiasci* commencent dans les Chytridiacées, lorsque les cils disparaissent et que les spores deviennent immobiles.

Nous avons précisément découvert un genre nouveau qui présente ces caractères de transition très marqués, dont tous les caractères sont encore ceux d'une Chytridiacée et qui cependant est un *Hemiasci*, par ses spores immobiles ; il se place naturellement à la base de cette section, qui comprendra ainsi les genres *Protascus*, *Protomyces*, *Taphridium*, *Ascoidea* ; d'autres genres viendront sans doute se joindre à ceux-ci plus tard et permettre de se faire une idée plus exacte et plus complète de l'évolution du thalle dans cette section ; mais nous n'en connaissons pas d'autres pour l'instant, les Thélébolées ayant fait retour aux Ascomycètes.

Genre *Protascus* (Pl. XV-XVI).

Nous avons découvert, en février 1903, ce nouveau genre qui vivait sur les Anguillules, en compagnie du *Myzocy-*

tium vermicolum décrit précédemment ; il faut une certaine attention pour distinguer les deux espèces l'une de l'autre, et cela explique peut-être pourquoi on n'en connaissait qu'une jusqu'ici.

Nous avons déjà dit dans quelles conditions on pouvait obtenir de belles cultures du *Myzocytium vermicolum* : on procède de même pour les cultures du *Protascus* des Anguillules, auquel nous avons donné le nom spécifique de *Protascus subuliformis*.

Dans les grands cristallisoirs, remplis de crottin de cheval frais et fermés par un couvercle, la vapeur d'eau se condense en gouttelettes sur les parois ; on a ainsi un milieu qui tient à la fois du milieu aquatique et du milieu aérien ; c'est ce qui explique comment on trouve à la fois sur un même hôte un champignon possédant des zoospores et un autre qui ne possède que des spores immobiles. Lorsqu'on a constaté une fois la présence du *Protascus subuliformis* dans une culture, il est facile de le conserver en contaminant des cultures nouvelles au moyen de l'ancienne.

Le thalle de ce Champignon a la forme d'une bouteille placée dans l'axe du corps de l'anguillule (Pl. XV, fig. 1) ; le col, qui est souvent très long, se recourbe pour venir perforer la paroi de l'hôte ; la courbure du col est plus ou moins prononcée : quelquefois elle se fait à angle droit (Pl. XV, fig. 6). Ce Champignon n'est en général composé que d'un seul article ; nous en avons trouvé cependant qui étaient constitués par deux articles semblables, contigus ; dans ce dernier cas, le col de chaque article occupe une position dorsale qui se rencontre plus rarement dans les thalles simples (Pl. XV, fig. 2) ; il n'est pas impossible que le nombre des articles puisse exceptionnellement dépasser deux par individu, mais nous ne saurions l'affirmer.

Le Champignon, à cet état, ressemble donc beaucoup soit à un *Olpidium*, soit à un *Myzocytium*.

Au début de sa croissance, le parasite a la forme d'un cordon de protoplasma ne renfermant qu'un noyau en son centre : ce noyau est sphérique ; il comprend une membrane nucléaire, un nucléole central et du nucléoplasme homogène, granuleux ou réticulé. (Pl. XV, fig. 7.) Le cordon s'allonge en gardant sa forme régulière, et le noyau subit une première bipartition, puis une seconde ; le fuseau nucléaire s'oriente, dans ces divisions, suivant l'axe du cordon, de sorte qu'au stade deux, comme au stade quatre (Pl. XV, fig. 8), les noyaux sont disposés en ligne droite ; le protoplasme à ce moment devient plus ou moins granuleux avec quelques vacuoles.

A partir de ce stade, le diamètre du cordon augmente, mais sa longueur ne varie plus sensiblement : grâce à cette augmentation de diamètre, les noyaux se divisent dans une direction perpendiculaire à la précédente, de sorte que les huit noyaux qui proviennent de cette troisième bipartition se trouvent disposés sur deux rangs.

Le col fait son apparition et il est plus ou moins long, plus ou moins recourbé ; il renferme du cytoplasme incolore, tandis que celui du sporange est granuleux. L'extrémité du col agit sur la cuticule de l'anguillule, probablement par sécrétion d'un ferment ; toujours est-il que, dans son voisinage immédiat, la paroi de l'anguillule se colore au picro-carmin et à l'hématoxyline, suivant une petite calotte, nettement délimitée (Pl. XV, fig. 2) ; cette calotte chromatique se trouve soulevée par l'extrémité du col et elle disparaît finalement, comme chez le *Myzocytium*. Dans ce dernier genre, le col se prolonge souvent plus ou moins au-dessus de la surface de l'anguillule ; ici la croissance de cet organe s'arrête au niveau même de la paroi, sans jamais la dépasser sensiblement.

Pendant que ces phénomènes se produisent, une ou deux bipartitions nucléaires s'effectuent dans le spo-

range ; on a ainsi seize ou trente-deux noyaux qui seront ceux des spores ; pendant ces mitoses qui sont simultanées comme les précédentes, le protoplasme tend à former une couche pariétale assez épaisse, limitant une cavité interne (Pl. XV, fig. 3) ; c'est dans la couche pariétale que sont disposés les noyaux, et l'orientation des fuseaux n'a plus le même caractère de régularité, du moins en apparence (Pl. XV, fig. 2, 3, 6).

Nous allons suivre maintenant la formation des spores dans le sporange ; les granules se disposent en un réseau régulier qui délimite des espaces polyédriques incolores (Pl. XVI, fig. 1) ; les granulations abandonnent cette disposition et se réunissent en un certain nombre de plaques superficielles entourées de cytoplasme incolore (Pl. XVI, fig. 2) ; puis ces granules se disposent en minces cordons parallèles à l'axe (Pl. XVI, fig. 3). On peut déjà se rendre compte que chacun de ces cordons correspond à une future spore ; les granulations ne persistent que du côté qui formera la tête de la spore ; elles disparaissent à l'autre extrémité du cordon (Pl. XVI, fig. 4) : c'est alors que le cytoplasme incolore du sporange se fragmente en autant de bâtonnets qu'il existe d'îlots de granules ; ce sont les spores. Ces spores, au nombre de 16 ou de 32 dans chaque sporange, *présentent toujours la même orientation* ; elles sont claviformes, et leur tête renflée est dirigée du côté de l'ouverture de sortie, alors que la pointe est tournée vers le fond de la bouteille (Pl. XVI, fig. 5) : dans la tête, on aperçoit quelques granulations qui changent de caractère et prennent un aspect oléagineux.

Nous avons eu l'occasion d'observer un sporange double qui présentait un col de sortie à chaque extrémité ; or, dans chaque moitié, les spores se trouvaient orientées en sens inverse (Pl. XVI, fig. 7).

Parmi les centaines de sporanges que nous avons examinés, tous présentaient des spores disposées de la même

façon, c'est-à-dire ayant leur tête tournée du côté du col de sortie.

On ne connaît rien de semblable chez les Phycomycètes ; cela tient peut-être simplement à ce que la polarité des zoospores ne peut être déterminée dans les zoosporanges avec la même netteté ; si, chez beaucoup d'espèces, les zoospores sortent du sporange en traînant leur flagellum à l'arrière, on ne saurait en tirer aucune conclusion certaine, car elles ont fréquemment effectué des rotations et des mouvements variables avant de s'engager dans le canal qui les conduira dans le milieu extérieur.

Mais si les Chytridiacées ne nous fournissent sur ce sujet aucun renseignement précis, à l'heure actuelle, nous trouvons chez les Ascomycètes un exemple tout à fait comparable à celui du *Protascus*.

Le genre *Podospora*, que nous étudierons avec les Sordariées dans la seconde partie de ce mémoire, a des asques qui, selon les espèces, fournissent 16, 32, 64 ou 128 spores ; or, ces spores, qui, au début de leur formation, ont l'apparence d'un petit bâtonnet avec un noyau central, ne tardent pas à se différencier en deux parties ; elles restent cylindriques à l'arrière et se renflent en avant ; le noyau se porte dans la partie renflée qui constitue le corps même de la spore ; le prolongement postérieur passe à l'état de simple appendice. Or toutes ces spores sont orientées exactement dans l'asque comme celles du *Protascus* ; la partie renflée est dirigée du côté de l'ouverture.

Dans le *Protascus*, le noyau se trouve également dans la portion renflée de la spore ; on s'en assure à l'aide des réactifs colorants ; il est entouré de quelques granulations, tandis que le prolongement postérieur n'est formé que de protoplasme incolore et homogène.

Le nombre des spores dépend du volume du sporange,

et celui-ci varie dans de larges limites ; lorsque les parasites sont peu nombreux dans une Anguillule, les sporanges arrivent à donner 32 ou 64 spores ; mais dans d'autres moins favorisés sous le rapport de la nutrition, ce nombre descend à 16, plus rarement à 8 ; d'après nos notes, certains sporanges ne donneraient même que quatre spores, mais nous ne voudrions pas affirmer le fait.

Les divers changements que nous avons signalés dans l'aspect du sporange pendant la sporulation se succèdent dans l'espace d'un quart d'heure environ.

Nous avons été assez longtemps avant de saisir le mécanisme de la sortie des spores ; les sporanges mis en observation se vidaient brusquement, sans que nous pussions arriver au bon moment : il nous a fallu, de toute nécessité, ne pas quitter un seul instant des yeux les sporanges qui nous semblaient être arrivés à maturité : de cette façon, nous avons réussi à assister plusieurs fois à l'expulsion des spores : on dirait un véritable feu d'artifice (Pl. XVI, fig. 6).

Ordinairement, un premier paquet de spores est projeté avec force dans le milieu extérieur ; puis, dans l'espace de deux minutes, on en voit sortir successivement trois ou quatre ; il faut attendre quelquefois cinq minutes avant d'observer une dernière projection. Sur un gros sporange, nous avons vu, en deux minutes, vingt-deux spores lancées avec force en dehors des sporanges isolément ou par groupes ; un repos de quelques minutes a suivi ; deux spores sont encore sorties ; nouvel arrêt, puis expulsion du reste.

On est amené, pour expliquer cette expulsion violente des spores, à admettre l'existence dans le sporange d'une tension interne considérable ; elle est due probablement à la présence, dans cet organe, d'une substance très avide d'eau. A un moment donné, sous l'influence de cette tension, une rupture se produit à l'extrémité du col

et une première projection de spores a lieu ; le sporange se contracte, un nouveau gonflement de la substance intersporaire se produit qui amène une nouvelle tension et a pour résultat une seconde expulsion des spores ; la forme conique des spores favorise le glissement, puisque la tête passe la première ; on s'explique ainsi que la dispersion des spores puisse être assurée dans un rayon assez grand autour des sporanges ; l'espèce supplée ainsi, dans une certaine mesure, à l'infériorité qui résulte pour elle de la disparition des flagellums dans ses éléments reproducteurs.

Les spores, ainsi abandonnées dans le milieu externe, n'éprouvent pas grande modification jusqu'au moment où elles se trouvent en contact avec une anguillule ; elles se fixent alors à la surface de l'hôte par leur extrémité amincie (Pl. XVI, fig. 8, 10); nous n'avons vu aucune exception à cette règle. Le pédicelle perfore la cuticule ; à la partie antérieure renflée, le protoplasme est devenu sensiblement homogène ; une vacuole apparaît qui augmente de volume au fur et à mesure que le protoplasme passe à travers le filament germinatif dans le corps de l'anguillule; ce filament germinatif, contrairement à celui du *Myzocytium vermicolum*, ne présente jamais de renflements successifs. On peut toujours au moyen de ce caractère distinguer facilement les deux sortes de germinations. Le cytoplasme de la spore parvenu ainsi à l'intérieur de l'hôte se prolonge en un cordon uninucléé, semblable à celui qui nous a servi comme point de départ dans l'étude du développement de cette espèce.

Nous ne pouvons pas donner de détails précis sur les divers stades de la mitose et le nombre des chromosomes ; il s'agit bien incontestablement d'une téléomitose ; nous avons rencontré des noyaux au stade de la plaque équatoriale et d'autres qui se trouvaient à l'anaphase (Pl. XV, fig. 2, 3, 6) ; mais la petitesse de ces éléments est

telle que l'on est obligé de suppléer dans une certaine mesure à la perception nette des faits ; un essai de numération des chromosomes dans ce cas n'aurait aucune valeur.

Le *Protascus subuliformis* a été conservé plusieurs mois en culture ; il n'a pas montré d'autre mode de reproduction, et nous le rangeons provisoirement dans la catégorie des espèces inférieures dépourvues de sexualité.

Les affinités du *Protascus* semblent assez faciles à déterminer ; son thalle fréquemment unicellulaire le rapproche des Chytridiacées les plus inférieures ; le fait que tout son protoplasme est utilisé dans la formation des spores est aussi un caractère primitif ; il n'est donc pas très éloigné certainement des *Olpidium*, *Rhabdium*, etc. ; la présence, d'autre part, d'individus à plusieurs sporanges fournit un point de ressemblance avec les *Achlyogeton*, *Myzocytium* et *Lagenidium*.

Si, plus tard, on découvrait, dans ce genre, des gamétanges, il ne faudrait pas hésiter à l'enlever des *Hemiasci* pour le rapprocher des genres précédents.

Mais tant qu'on ignorera l'existence de ces organes, il sera plus naturel de lui conserver la place qu'il occupe ici.

Genre *Protomyces* (Pl. XVII-XVIII).

On doit à de Bary une étude très complète du *Protomyces macrosporus* (1) ; dans ce mémoire, il considère cette espèce comme un Ascomycète qui doit prendre place parmi les formes les plus inférieures ; il est caractérisé par la simplicité de son thalle, l'absence d'une couche hyméniale et de périthèce et le mode de formation des spores dans

(1) De Bary : Beitr. z. Morph. und Phy. (*Abhandl. von der Senck. Naturforsch. Gesellsch.* Bd., V, 1864, p. 137).

l'asque. Plus tard, ce savant se ravise et il place les *Protomyces* dans les Ustilaginées (1). Les auteurs qui ont suivi ont éprouvé le même embarras ; aussi les voit-on classer ce genre tantôt à côté des *Entyloma* chez les Ustilaginées, tantôt au voisinage des *Exoascus*, parmi les Ascomycètes. Nous le trouvons encore placé par Schroter tout à côté des *Dipodascus* et des *Monascus* (2).

La connaissance du développement de l'asque et du mode de formation des spores chez les Ustilaginées allait permettre de fixer cette fois d'une façon certaine les véritables affinités des *Protomyces*. Sappin-Trouffy, après un examen rapide de l'espèce, ayant constaté l'absence des phénomènes de karyogamie, conclut avec raison : « Pour trouver un développement semblable dans les Champignons, il faut se reporter à la famille des Chytridinées, et notamment au *Cladochytrium*, où la reproduction se fait par kystes et par sporanges (3) ».

La note de Sappin-Trouffy pouvait cependant donner lieu à des réserves, car il n'avait vu les noyaux « qu'à l'état de taches chromatiques qui ne laissent voir aucun détail de structure » ; d'autre part, il avait dessiné les spores à l'intérieur même des kystes, alors que, suivant la description classique donnée par de Bary, la formation des spores n'a lieu qu'après la sortie du contenu du kyste à l'extérieur.

Dans un excellent mémoire sur les « *Hemiasci* », Popta reprend l'ensemble du développement de cette espèce (4) ; il n'ajoute que peu de choses à la connaissance des noyaux, car il se contente de dire à propos d'une section de chla-

(1) De Bary : Morph. und Biol. der Pilze, 1884, p. 185.

(2) Engler et Prantl : Die Naturl. Pflanzenfamilien, I Theil, 1897, p. 143.

(3) Sappin-Trouffy : Note sur la place du *Protomyces macrosporus* dans la classification (*Le Botaniste*, 5e série, p. 285).

(4) Popta : Beitrag. zur Kenntniss der Hemiasci (*Flora*, 1899, Heft 1).

mydospore : « Wieder andere Bilder lassen ein netzartig hellbraunlichblaues Plasma sehen mit vielen blauen kernen und Kerntheilungsstadien. » Ce qu'est la structure normale de ces noyaux et ce que représentent ces stades de division, il est impossible de le dire, même avec l'aide de la figure donnée à l'appui. D'un autre côté, Popta signale l'existence dans le sporange d'une couche de cytoplasme pariétal *avec noyaux* qui persisterait après la formation des spores ; ce fait était à vérifier, car on ne connaît jusqu'ici rien de semblable dans les Champignons, du moins à notre connaissance. Enfin le même auteur aurait vu dans les spores cinq ou six noyaux.

Ces résultats nous laissaient perplexe, et nous avons été amené, un peu malgré nous, à étudier les échantillons de *Protomyces* qui se trouvaient dans notre collection ; nous exposerons brièvement les constatations que nous avons pu faire, sans revenir sur la partie morphologique du développement, si bien décrite par de Bary. Les petites divergences que nous avons rencontrées sur ce point tiennent sans doute pour une part à une différence d'habitat : le *Protomyces macrosporus* type vit sur l'*Ægopodium Podagraria* ; il est plus rare sur l'*Heracleum Sphondylium* et quelques autres Ombellifères terrestres. Dans nos échantillons, le parasite s'était développé sur les folioles d'une Ombellifère aquatique, l'*Helosciadium nodiflorum*.

Occupons-nous d'abord du système végétatif.

La section d'une foliole présente sous l'épiderme supérieur une assise de cellules en palissade, puis quelques assises de mésophylle lacuneux, ordinairement de trois à cinq, et enfin l'épiderme inférieur avec stomates.

Sur ces folioles, on observe des taches circulaires de la largeur d'une tête d'épingle et nettement circonscrites ; elles sont groupées par îlots d'une dizaine ou bien dispersées sans aucun ordre sur tout le limbe. Une section à

l'endroit d'une tache montre un grand nombre de chlamydospores qui se sont développées dans les espaces intercellulaires, et qui arrivent à se toucher les unes les autres en écrasant les cellules de l'assise palissadique et du mésophylle.

Il est facile de constater dans une de ces sections que les chlamydospores les plus âgées occupent le centre de la tache, alors que les plus jeunes se trouvent sur les bords : il est probable que chacune des taches est produite par la germination d'une seule spore dont le mycélium se ramifie en ordre centripète et produit ses fructifications dans la même direction, sans jamais envahir les faisceaux des nervures.

Le mycélium a été bien figuré par de Bary avec ses ramifications et ses cloisons. Sappin-Trouffy, de son côté, a représenté sur les gros rameaux d'autres filaments plus petits qui viennent s'appliquer sur les membranes cellulaires de la plante hospitalière, les dépriment ou s'étalent à leur surface.

L'existence de cloisons dans le thalle offre un grand intérêt : on sait, en effet, que les Champignons d'une manière générale peuvent être divisés en Siphomycètes et Champignons supérieurs à thalle cloisonné ; chez les Siphomycètes, le thalle est continu ; or, il se trouve que les affinités des *Protomyces* les rapprochent des Siphomycètes, et plus particulièrement des Chytridiacées ; comment concilier cette apparente anomalie ?

Nous avons examiné avec beaucoup d'attention ce mycélium et ses cloisons ; la chose n'est pas des plus faciles, et il est souvent nécessaire d'employer l'eau de Javelle pour arriver à distinguer nettement le cloisonnement ; de plus, il faut examiner la feuille de face, et non sur des sections transversales ; avec ces dernières, il arrive fréquemment qu'aucune cloison n'existe sur la portion de thalle visible.

Les tubes mycéliens n'ont pas partout le même diamètre (fig. 2) ; il y a des troncs principaux qui donnent naissance à des ramifications plus petites ; d'une manière générale, on peut dire que les chlamydospores se for-

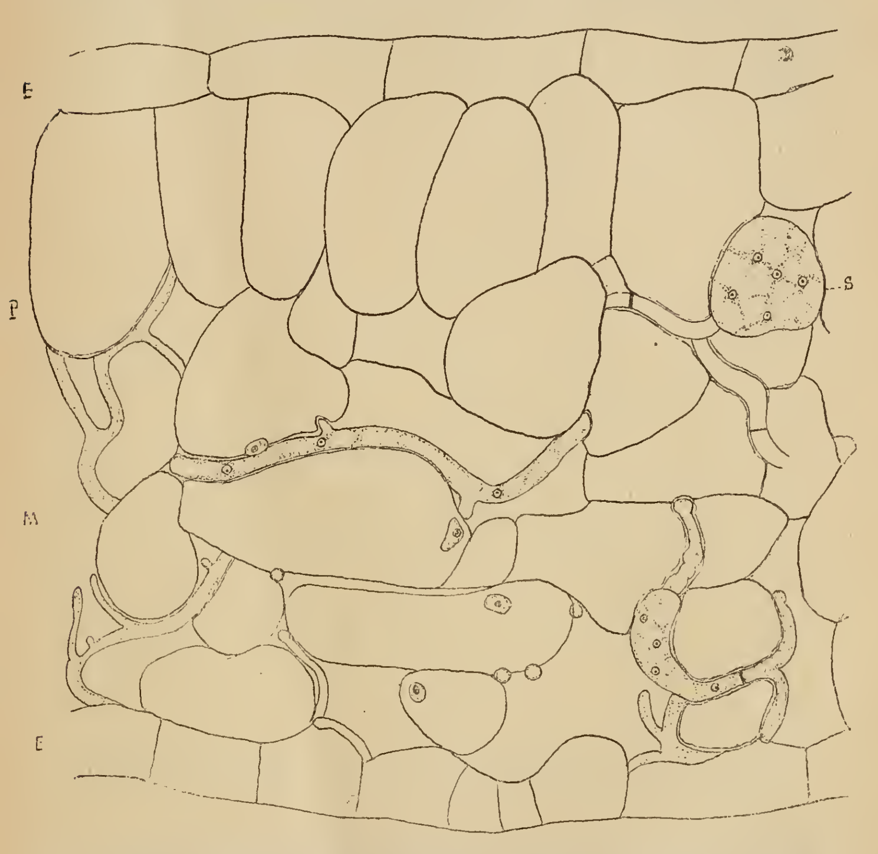


Fig. 2. — *Protomyces macrosporus*. Section d'une feuille avec le thalle du parasite.

meront sur ces troncs principaux, alors que les ramifications sont surtout destinées à assurer la nutrition ; ces dernières s'appliquent étroitement sur les parois cellulaires ; leur contenu est incolore et les cloisons y sont rares. Dans les tubes plus gros, les cloisons sont placées de distance en distance (fig. 3) ; le protoplasma dans ces

articles est vacuolaire au début, et plus tard il devient granuleux ; les noyaux sont très petits, en nombre variable dans chaque article.

Le mode de cloisonnement du mycélium et la structure des articles sont totalement différents de ce que l'on trouve chez les Ustilaginées ; on ne peut guère le comparer qu'à celui qui se produit dans les *Catenaria*, les *Ancylistes*, les *Lagenidium*, au moment de la reproduction.

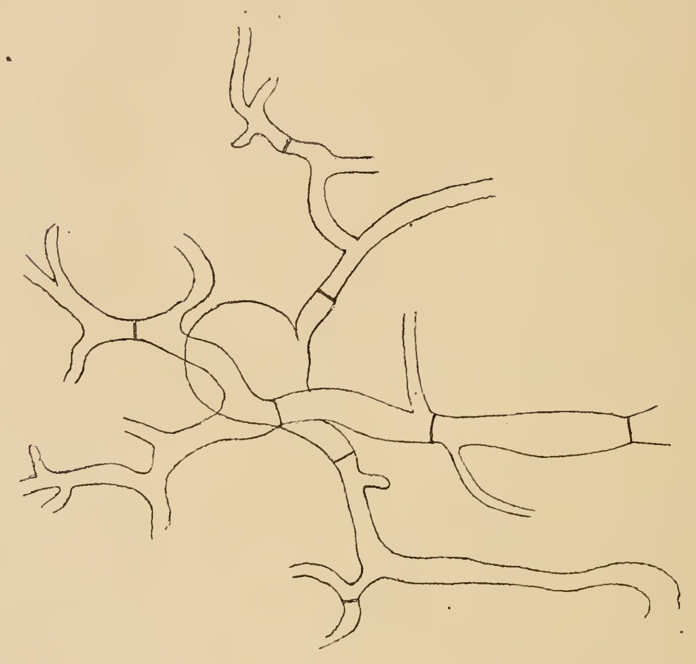


Fig. 3. — *Protomyces macrosporus.* Portion du thalle avec ses cloisons.

Chez les Chytridiacées, les cloisons n'ont eu d'abord d'autre objet que de séparer les sporanges ou les gamétanges ; puis il s'en est produit d'intercalaires, comme dans les *Catenaria* et l'*Ancylistes* ; il semble bien que le mode de cloisonnement du *Protomyces* est encore très voisin de ces derniers.

De Bary décrivait le mycélium du *Protomyces* comme

étant constitué par des hyphes de même diamètre divisées par de nombreuses cloisons en articles dont la longueur égalait la largeur ou la dépassait du double ou davantage. Suivant nos observations, les filaments du parasite sont loin d'avoir partout le même diamètre ; il existe sur les troncs principaux des sortes de rhizoïdes à diamètre plus petit qui ont un trajet moins rectiligne que les autres, se contournent autour des cellules et ont un rôle nourricier (fig. 2) ; de plus, les cloisons nous ont toujours paru espacées ; elles sont en relation avec la production des chlamydospores.

Nous sommes disposé à considérer les cloisons du *Protomyces* comme devant rentrer dans la catégorie de celles qu'on rencontre chez quelques Siphomycètes, soit au moment de la formation des sporanges et des gamétanges (*Ancylistes*, etc.), soit également à l'apparition des chlamydospores (*Mucor racemosus*, etc.) ; le mycélium, à coup sûr, ne peut être rapproché de celui des Ustilaginées, et il n'offre avec celui des Ascomycètes que des analogies lointaines ; il représente plutôt un système végétatif de Chytridiacée supérieure.

La suite du développement n'est pas pour infirmer cette conclusion.

Les articles qui se forment sur les troncs principaux vont se transformer en organes qui ont reçu différents noms : sporanges, asques, chlamydospores. La dénomination d'asque doit être écartée sans aucune hésitation : rien, ni dans le mode de formation de ces organes, ni dans leur mode de germination, ne rappelle ce qui a lieu dans les véritables asques : les phénomènes de karyogamie sont absents, et la naissance des spores a lieu comme chez les Siphomycètes. Nous nous trouvons simplement en présence de sporanges qui passent par une période d'enkystement avant de sporuler.

Les renflements qui vont donner naissance aux spo-

ranges enkystés sont le plus souvent intercalaires ; ils ont au début une forme plus ou moins irrégulière ; plus tard, ils s'arrondissent généralement. Assez souvent, ils sont limités par deux cloisons ordinaires ; mais il arrive quelquefois qu'ils restent assez longtemps en communication directe avec le filament (Pl. VII, fig. 2) ; ce sont même, dans quelques cas, les premiers épaississements de la membrane qui isolent le kyste (Pl. XVII, fig. 1). Les jeunes sporanges ont un protoplasma très aqueux, dont les vacuoles dessinent des mailles assez régulières ; une dizaine de noyaux se trouvent à l'intersection des lignes du réseau ; par exception, les vacuoles peuvent être plus grandes et moins nombreuses.

Les noyaux des sporanges, comme ceux du thalle, ne sont pas de simples taches chromatiques ; ils possèdent la structure ordinaire, avec membrane, nucléole et nucléoplasme ; ce dernier est assez chromatique.

Lorsque les sporanges approchent de leur taille maximum, on trouve sous la membrane encore peu épaissie une assise régulière de grandes vacuoles ; l'intérieur est constitué par un réseau de protoplasma granuleux, à mailles plus petites au voisinage de la surface (Pl. XVII, fig. 4). C'est à ce moment que le sporange va s'enkyster.

Si nos numérations sont exactes, le nombre des noyaux est à ce moment de trente à quarante dans le sporange : il se serait donc produit une ou deux bipartitions depuis la naissance du renflement sur le thalle.

Dans l'enkystement, il y a deux choses à considérer : d'une part la nature des membranes qui apparaissent, et d'autre part les modifications qui se produisent dans le protoplasma.

De Bary a fourni de nombreux détails sur la paroi du kyste ; il la décompose en épispore, mésospore et endospore (1).

(1) De Bary : Abh., *loc. cit.*, p. 141-143.

L'épispore à elle seule aurait une épaisseur supérieure à la moitié de l'épaisseur totale de la paroi; elle se décompose en une assise superficielle mince, très cassante, qui se continue avec la membrane des filaments mycéliens et une couche plus interne à stries concentriques à teinte bleuâtre.

L'endospore est une membrane simple, mince, à double contour, tenace et élastique, qui dans l'eau montre également une teinte bleuâtre.

Entre l'épispore et l'endospore se trouve une membrane, la mésospore qui est à peine aussi importante que l'assise interne, qui est dépourvue du reflet bleuâtre et paraît constituée par une substance aqueuse gélatineuse.

L'examen de nombreuses sections transversales de kystes nous conduit à faire quelques remarques.

Il serait peut-être préférable de mettre à part la membrane primitive du sporange que de Bary considère comme la moitié la plus externe de l'épispore; elle est très nettement distincte : sa couleur est plus sombre, et elle peut se séparer de la seconde enveloppe.

Dans ces conditions, les trois autres membranes qui restent appartiennent en propre aux phénomènes d'enkystement ; elles sont déposées par couches successives et apparaissent en ordre centripète : c'est tout d'abord l'épispore de moyenne épaisseur, de densité assez grande, et striée concentriquement, puis la mésospore, également striée concentriquement ; celle-ci, dans nos préparations, était plus épaisse que l'épispore ; sa substance est nettement gélatineuse ; la dernière enveloppe, celle qui entoure directement le protoplasma, est l'endospore.

En résumé, il existe quatre enveloppes : la plus extérieure appartient au sporange, les autres proviennent du phénomène d'enkystement.

Examinons maintenant quels sont les changements qui se produisent pendant cette période dans le protoplasma.

Le contenu du sporange enkysté a une couleur jaune brun, d'après de Bary ; au contact de l'eau, il se montre comme une masse dense qui est homogène et réfringente à sa surface et grossièrement granuleuse à l'intérieur ; rarement on y trouve quelques grosses gouttes d'huile entre les granulations ordinaires. Ce contenu du kyste consiste pour la plus grande partie en substances grasses solubles dans l'éther presque entièrement ; il reste en faible quantité une substance granuleuse qui se colore par l'iode en jaune-brun.

D'après nos observations, la structure réticulée que nous avons signalée dans les jeunes renflements persiste en général jusqu'au moment où la dernière enveloppe fait son apparition ; on constate simplement que le protoplasma devient plus dense ; les mailles du réseau sont petites et nombreuses ; les noyaux augmentent en nombre. Puis une modification se produit qui est en rapport avec l'accumulation de substances de réserves ; celles-ci se déposent dans des vacuoles de taille variable ; les trabécules de cytoplasme qui limitent ces vacuoles sont granuleux ; le protoplasma est plus abondant dans la couche pariétale.

En résumé, on est passé de la structure réticulée à la structure vacuolaire.

Pendant ces changements, le nombre des noyaux a augmenté ; chaque kyste, selon sa dimension, en possède de cent à deux cents en moyenne ; il s'est donc produit, depuis le début du renflement, trois ou quatre bipartitions.

Ces noyaux se trouvent placés dans les mailles du reticulum (Pl. XVII, fig. 7, 8, 9) ; après le dépôt des substances grasses dans les vacuoles, on les trouve plus nombreux dans la couche pariétale.

Leur petitesse extrême empêche de suivre le détail des mitoses ; dans d'excellentes préparations nous avons réussi à voir, à côté du nucléole, des granulations chro-

matiques ordinairement disposées par deux, sans pouvoir affirmer qu'il s'agit d'un stade de karyokinèse. Popta a figuré quelque chose de semblable : « Wieder andere Bilder lassen ein netzartig hellbraunlichblaues Plasma sehen mit vielen blauen Kernen und Kerntheilungstadien (1). »

La germination des sporanges enkystés a été suivie avec beaucoup de soin par de Bary ; ce savant a obtenu en hiver la sporulation de kystes qui s'étaient formés au printemps précédent. Popta n'obtenait ces germinations qu'un peu plus tard, au commencement de février, et elles se continuaient jusqu'au milieu de juin.

Ces deux savants n'ont jamais observé la formation des spores à l'intérieur même du kyste ; à la germination, l'épispore se déchire en plusieurs valves et le contenu du kyste sort entouré de l'endospore et de la mésospore dans le milieu extérieur où se produisent les phénomènes de sporulation.

Cependant, Sappin-Trouffy avait déjà représenté les spores à l'intérieur du kyste, et l'observation avait donné lieu aux réserves suivantes de la part de Popta : « Zum Schluss sei noch ervhant, das Sappin-Trouffy, eine Figur gibt von *Protomyces macrosporus*, wo fertige Sporen offenbar von Chlamydosporen umgeben sind. Er spricht nicht von einen Austreten des Sporangium, obwohl er de Bary's Arbeit anfuhrt. Wenn es sich hier wirklich um *Protomyces macrosporus* handelt, so liegt hier ein Ausnahmefall vor, welchen ich in meinen Culturen nicht beobachtet habe (1). » L'échantillon que nous étudions ici est de notre collection : c'est le même qui a servi à Sappin-Trouffy ; le parasite se trouve sur une ombellifère aquatique, l'*Helosciadium nodiflorum* ; les chlamydospores occupent le milieu du mésophylle ; pour la plupart, le contenu ne

(1) Popta : *Loc. cit.*, p. 21.

peut s'échapper au dehors, et la germination se fait sur place ; dans un grand nombre, les spores se forment à l'intérieur du kyste de la façon que nous allons indiquer. Devons-nous constituer une espèce nouvelle caractérisée par ce mode de germination ? Nous ne le pensons pas, et il est plus simple, croyons-nous, d'attribuer cette différence dans le mode de germination à la différence d'habitat ; lorsque le parasite vit sur une ombellifère terrestre, les chlamydospores expulsent leur sporange au dehors ; s'il s'agit, comme dans le cas présent, d'une ombellifère aquatique, la germination s'opère dans des conditions différentes, puisque la plante hospitalière est totalement immergée ou seulement en partie.

Si cependant on voulait établir une espèce nouvelle, nous proposerions le nom de *Protomyces inundatus*.

Cet habitat aquatique entraîne une autre différence dans l'*époque* de la germination ; dans les échantillons étudiés par Popta et de Bary, les sporanges ne germaient que longtemps après leur naissance ; ainsi Popta, sur des cas d'infection expérimentale avec l'*Ægopodium Podagraria*, obtenait au milieu de juin des sporanges enkystés, et cependant la germination ne s'est pas produite avant le commencement de février de l'année suivante. Nous ignorons la date de récolte de nos échantillons, mais sur la même tache nous avons trouvé des sporanges en formation et des sporanges en germination ; les premiers se trouvaient sur les bords, à la périphérie de la tache, alors que les derniers en occupaient le centre.

On peut en conclure que le stade d'enkystement peut être considérablement réduit lorsque le parasite se développe sur une plante aquatique.

Nous n'insisterons pas sur les détails morphologiques de la germination qui ont été donnés par les auteurs, sauf pour rectifier quelques points et indiquer la structure histologique correspondante à chaque stade.

La germination s'annonce par une disparition progressive des substances grasses, et le cytoplasme reprend une structure réticulée (Pl. XVIII, fig. 1). Le volume du sporange augmente considérablement; sa membrane primitive est incapable d'une telle extension et elle se fend en plusieurs endroits ; la mésospore par contre reste continue, ainsi que l'endospore. Le protoplasme émigre vers la périphérie (Pl. XVIII, fig. 2, 3) et bientôt il forme sous la membrane une couche de moyenne épaisseur, très régulière ; le centre de l'organe est complètement vide de protoplasma. La couche pariétale a une structure très finement réticulée ; les noyaux s'y divisent activement ; lorsque, par suite d'un accident de préparation, on réussit à voir de face une partie du protoplasma, on voit très distinctement les éléments nucléaires, malgré leur petitesse (Pl. XVIII, fig. 5) ; leur nombre dépasse certainement un millier, et on peut dire qu'à partir du début de la germination le nombre des bipartitions successives a été au moins de deux ou trois.

Après la dernière bipartition, le protoplasma se fragmente en autant d'îlots qu'il existe de noyaux ; chacun d'eux est le centre d'une spore : dans l'épaisseur de la couche pariétale, le nombre des assises de spores est de deux ou trois.

Les spores ont, en général, la forme d'un petit bâtonnet ; leur cytoplasme est sensiblement homogène et se colore en bleu par la triple coloration de Flemming ; si la décoloration est suffisante, on aperçoit au centre le noyau qui occupe tout le diamètre transversal de la cavité ; la membrane est épaisse, incolore ; sa couche externe a l'apparence gélatineuse.

Après la sporulation, les spores abandonnent la périphérie du kyste et gagnent le centre, où elles forment un amas plus ou moins régulier séparé de l'endospore par du liquide ; c'est alors que se produisent la rupture des

enveloppes et la dissémination des spores (Pl. XVIII, fig. 6); celles-ci sont retenues ensemble par une substance incolore analogue à celle qui existe dans les sporanges des Chytridiacées ; ce n'est qu'après sa dissolution par l'eau que les spores sont complètement libres.

Nous avions, dans cette dernière partie du développement, à vérifier certaines conclusions de Popta qui nous paraissaient laisser prise au doute.

Cet auteur admet que tout le protoplasma du sporange n'est pas utilisé dans la formation des spores ; il en resterait une assise pariétale renfermant de nombreux noyaux. Le fait, s'il eût été exact, prenait de l'importance par son caractère d'exception ; on n'a rien signalé de pareil, si je ne me trompe, dans les sporanges ordinaires ; quant aux asques, le protoplasma qui persiste sous le nom d'épiplasme est dépourvu de noyaux. L'observation de nombreux kystes de *Protomyces* ne nous a jamais permis de constater la présence de cette couche pariétale avec noyaux; tout le protoplasma est utilisé dans la sporulation, et nous rentrons dans la règle générale.

Un autre point du développement se trouve en discussion. Popta a bien figuré quelques spores uninucléées; mais dans le sporange même on en trouverait qui auraient les unes deux, les autres trois noyaux ; après leur dissémination, elles renfermeraient normalement cinq ou six noyaux.

Nous ignorons ce qui a pu causer cette erreur ; mais nous croyons pouvoir affirmer que les spores n'ont jamais qu'un noyau à leur sortie du sporange; elles le conservent assez longtemps jusqu'au moment où elles vont germer.

En résumé, nous n'avons pas affaire ici à des spores à plusieurs énergides, comme chez les Mucorinées ; ces spores ne possèdent qu'un noyau.

Ici se pose une question bien intéressante que nous n'avons pas eu le loisir de résoudre.

Les spores du *Protomyces* ont une tendance très marquée à se fusionner par deux, comme dans les Ustilaginées ; la signification du phénomène est encore assez obscure. Malgré certaines observations récentes, nous persistons à croire, d'après nos études antérieures, que ces fusions chez les Ustilaginées ne sont pas accompagnées d'une union des noyaux. Il eût été très intéressant de savoir à quoi s'en tenir au sujet du *Protomyces* ; nous devons nous borner à représenter quelques figures dessinées à la chambre claire (Pl. XVIII, fig. 7) : on ne voit partout qu'un noyau ; mais nous ne voulons en tirer aucune conséquence, car dans ces exemples il n'est même pas toujours facile de distinguer ce qui est réellement anastomoses entre deux spores, d'une germination unique avec renflement secondaire ; les anastomoses peuvent se produire à l'intérieur même du sporange.

Il sera nécessaire de revenir sur ces cas divers d'anastomoses entre spores d'une façon spéciale pour en dégager la signification exacte.

Le développement que nous venons de suivre indique des affinités très étroites avec les Chytridiacées ; comme pour le *Protascus*, l'immobilité des spores est le seul caractère important qui établisse une démarcation et puisse permettre de commencer avec ces genres la série des *Hemiasci*, qui se continue ensuite avec les *Taphridium*.

Genre *Taphridium*.

Le mode de développement de l'asque ne pouvait manquer d'être pris en sérieuse considération pour la classification ; c'est ce que Juel a très bien compris dans son étude du genre *Taphridium* : il a distingué deux espèces qui vivent l'une et l'autre sur les feuilles d'ombellifères(1).

(1) Juel : Taphridium eine neue Gattung der Protomycetaceen (Bihang Till. K. SV. Vet. Akad. Handl., 27).

1° *Taphridium umbelliferarum* Lagerh. et Juel.

Cette espèce se développe sur les feuilles de divers *Heracleum* et *Peucedanum* : elle a été rencontrée en Suède, en Danemark, en Allemagne, en Suisse, en Italie. Rostrup, qui l'a distinguée le premier en 1883, en avait fait une espèce du genre *Taphrina*; plus tard, Sadebeck, dans sa monographie des Exoascées, la faisait rentrer dans son genre *Magnusiella*.

Lagerheim et Juel, ayant reconnu que cette espèce ne forme pas des asques à la manière des *Exoascus*, mais bien de véritables sporanges, l'ont rapprochée du genre *Protomyces* sous le nom générique de *Taphridium*.

Le thalle du parasite comprend deux sortes d'hyphes : les unes, qui se forment les premières, se trouvent entre l'épiderme et la couche palissadique ; elles sont cloisonnées en articles qui se renfleront plus tard en sporanges : ces articles fertiles donnent naissance à des filaments mycéliens qui s'intercalent entre les cellules de l'assise palissadique et viennent se ramifier à la surface supérieure du mésophylle ; cette dernière partie du thalle est purement végétative; ces diverses cellules contiennent toujours plusieurs noyaux.

Les très jeunes sporanges, de forme irrégulière, contiennent déjà de nombreux éléments nucléaires, dans un cytoplasme à larges mailles. Plus tard, ces sporanges se sont arrondis en augmentant de volume ; leur cytoplasme finement réticulé comprend de nombreux noyaux qui sont encore très petits et situés pour la plupart dans la couche périphérique du sporange (fig. 4, A). Ces noyaux augmentent de grosseur ; à côté du nucléole se voit maintenant un réseau de chromatine distinct: le cytoplasme perd sa structure réticulée, et les noyaux présentent des phénomènes de division.

On ignore encore le mode de formation exact des spores. Juel a remarqué dans les sporanges presque mûrs deux

sortes de noyaux ; les uns sont petits et entourés d'un protoplasme de choix nettement délimité, comme s'il s'agissait d'une spore ; les autres sont beaucoup plus gros, avec un réseau de chromatine et se trouvent dans le protoplasma général. Comme les premiers se trouvent ordinairement vers la périphérie, alors que les autres sont vers le centre, Juel a suggéré l'idée que la formation des spores avait peut-être lieu en direction centripète (fig. 4, C).

De nouvelles observations sont nécessaires, car cette dernière partie du développement semble tout à fait anormale.

Quoi qu'il en soit, nous retiendrons ces deux faits intéressants : les spores se forment dans toute l'épaisseur du sporange, et une couche mince de cytoplasme dépourvue de noyaux persiste à la périphérie du sporange (fig. 4, B).

Juel a décrit une seconde espèce de *Taphridium*.

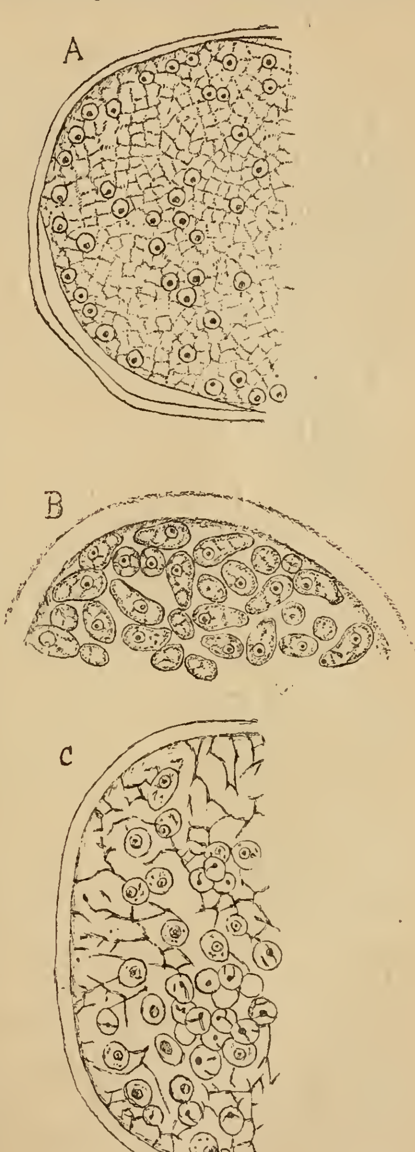


FIG. 4. — *Taphridium umbelliferarum* (d'après JUEL).

2° *Taphridium algeriense* Juel.

Cette espèce a été rencontrée en Algérie sur les feuilles de *Ferula communis*. Le thalle, comme dans l'espèce précédente, présente une partie fertile sous l'épiderme et une autre, de nature végétative ; celle-ci s'étend dans tout le mésophylle (fig. 5, A).

Tous les articles des hyphes fertiles ne se développent pas en sporanges ; un certain nombre restent stériles.

Les sporanges présentent dès le début de nombreux noyaux ; ces noyaux sont nucléolés et situés dans un cytoplasme à larges mailles. Le volume de ces sporanges augmente ; la paroi s'épaissit ; le cytoplasme devient plus finement réticulé, et les noyaux, maintenant très gros, présentent un réseau chromatique.

Au moment de la sporulation, tous les noyaux se portent à la périphérie ; leur grosseur ne dépasse plus celle des noyaux végétatifs, ce qui est sans nul doute le résultat des bipartitions qu'ils ont subies (fig. 5, C) ; la cavité interne du sporange ne contient plus maintenant qu'un réseau de protoplasma vacuolaire sans noyaux. La couche de cytoplasme périphérique qui renferme les noyaux se fragmente en autant de cellules qu'il y a d'éléments nucléaires : cette formation est libre, car du cytoplasme persiste en dehors de ces cellules sur la paroi et à l'intérieur du sporange (fig. 5, D).

Les cellules ainsi formées ne sont que des « protospores » ; chacune d'elles, en se divisant probablement plusieurs fois, fournit les spores (fig. 5, E) ; celles-ci, d'abord petites et à noyau indistinct, prennent leur forme définitive, avec membrane et noyau. Elles peuvent contracter entre elles des anastomoses (fig. 5, F), comme dans le *Protomyces macrosporus*.

L'étude rapide de ces deux espèces nous suggère quelques réflexions :

1° Leur parenté avec le genre *Protomyces* n'est pas

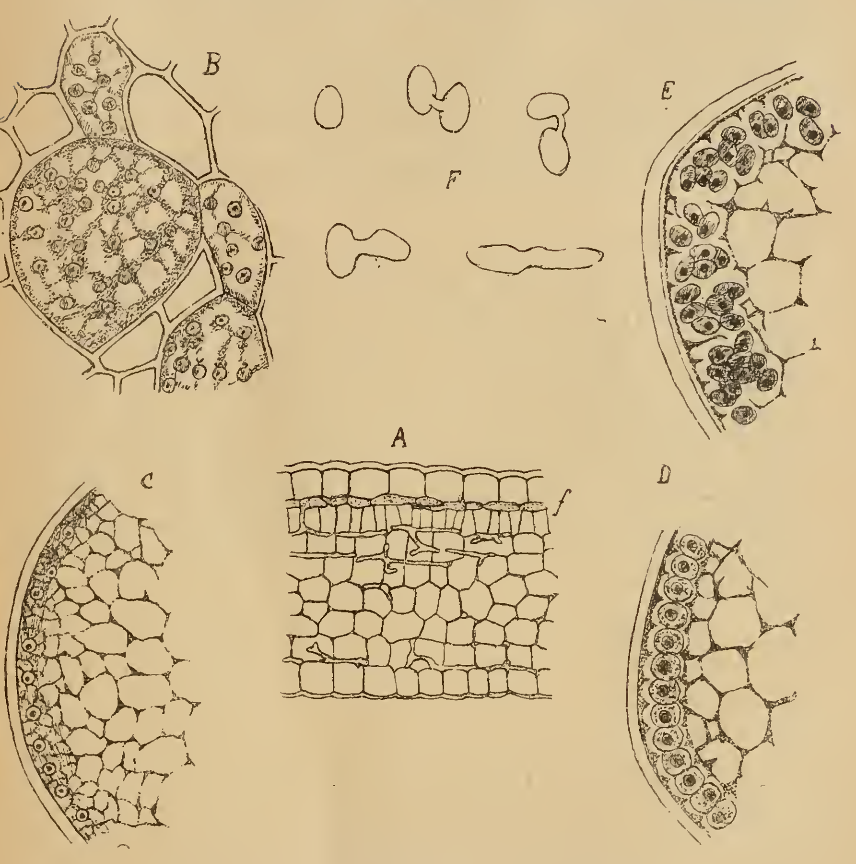


Fig. 5. — *Taphridium algeriense* (d'après Juel).

douteuse, mais la différenciation est déjà plus avancée, comme le montre la distinction nette du thalle en partie fructifère et en partie végétative, qui n'est qu'ébauchée dans le *Protomyces*.

D'autres caractères viennent corroborer cette première impression : c'est ainsi que dans les deux espèces de *Taphridium*, il existe une couche mince de protoplasma

sans noyaux qui n'est pas utilisé dans la formation des spores. Nous en tirons cette conclusion, c'est que, dans les sporanges ordinaires, nous assistons à l'élimination d'un épiplasme dans les espèces les plus différenciées ; comme l'asque n'est en réalité qu'un sporange de germination de l'œuf ou sporogone, nous voyons que le phénomène de l'élimination d'un épiplasme a porté à la fois dans l'évolution sur les sporanges ordinaires et les sporogones.

Le *Taphridium algeriense* nous fait assister à une autre complication dans les phénomènes de sporulation : les protospores, qui se divisent pour donner les spores définitives, rappellent les cellules de même nom, rencontrées par Harper chez les *Pilobolus* ; mais l'asque lui-même offre souvent des phénomènes du même genre ; quand une spore d'abord à un seul noyau arrive à en posséder un grand nombre et se cloisonne, il suffirait que ces articles deviennent libres pour que l'analogie fût complète.

CHAPITRE VI

L'ÉVOLUTION DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES CHAMPIGNONS INFÉRIEURS.

En faisant descendre les Champignons des Algues, les partisans de la doctrine polyphylétique expliquent d'une façon en apparence très simple les divers types de reproduction sexuelle que nous rencontrons chez les Siphomycètes ; chaque groupe d'Algues, en se décolorant sous l'influence du parasitisme, a conservé le mode de sexualité qui lui était particulier ; ainsi les Monoblépharidées ont hérité de l'oogone et de l'anthéridie des *Œdogonium*, les Péronosporées ne s'éloignent pas trop des Vauchéries, du moins en ce qui concerne les organes sexuels ; il en serait de même des Floridées et des Ascomycètes.

Ayant admis une origine commune des Mycètes aux dépens des Monadinées zoosporées pour les raisons que nous avons données précédemment, il nous faut maintenant suivre l'évolution de la reproduction des Champignons à partir d'un type unique. L'essai est nouveau ; il n'en est que plus intéressant ; nous allons donc essayer de dégager les causes qui ont amené les variations que nous constatons chez les Chytridiacées et les familles qui s'y rattachent.

Remarquons d'abord, et la chose a son importance, que si les Algues ont transmis fidèlement aux champignons leur reproduction sexuelle, elles devraient également leur avoir donné une fructification asexuelle iden-

tique ; on conviendra facilement que les sporanges des Monoblépharidées et ceux des Saprolégniées sont presque semblables, alors qu'ils diffèrent considérablement de ceux des Œdogoniées et des Vauchéries ; le tétrasporange des Floridées n'a que des analogies bien lointaines avec les conidiophores des Ascomycètes.

On peut dire que l'étude des sporanges des Siphomycètes montre chez tous ces organes une *ressemblance presque complète, que la doctrine polyphylétique essaierait en vain d'expliquer* : cette doctrine exigerait au contraire une diversité dans la forme des sporanges qui rappellerait les différences que nous trouvons chez les Chlorophycées ; c'est là, selon nous, une objection capitale.

Remontons à l'origine même des Algues et des Champignons ; nous voyons que les Flagellés leur ont transmis un sporange à peu près identique ; on ne saurait, en effet, accorder une trop grande importance au fait que dans la cellule-mère les divisions cellulaires sont successives ou simultanées ; cela nous permet simplement de fixer un niveau différent aux diverses lignes d'évolution des Protophytes sur l'embranchement des Flagellés.

Mais, dans les deux cas, nous avons comme base de la reproduction un *sporange* et des *spores*.

Nous avons montré ailleurs comment l'autophagie sexuelle s'est établie chez les Algues aux dépens du *sporange* et des *spores* qui sont devenus respectivement *gamétanges* et *gamètes* (1).

Le même phénomène s'est produit chez les Champignons ; la sexualité est intervenue également pour suppléer au défaut de nutrition ; l'œuf résulte, comme chez les Algues, de l'union de deux zoospores affaiblies, de deux gamètes; mais la fonction *s'est adaptée aux différences*

(1) P.-A. Dangeard : Mémoire sur les Chlamydomonadinées (*Le Botaniste*, 6e série, p. 263).

de nutrition que présente le thalle chez les Algues et les Champignons.

On ne semble pas s'être rendu compte jusqu'ici de cette considération qui pourtant domine l'ensemble : sans elle, il est impossible de comprendre les divers essais et tâtonnements que nous constatons chez les Chytridinées et dont quelques-uns n'auront aucun succès.

Le mode le plus naturel consistait dans l'union des gamètes, après leur sortie du gamétange, pour former l'œuf, ainsi que la chose a lieu chez les Chlamydomonadinées ; ce mode a dû certainement se produire avec sa simplicité primitive, mais comme il présentait des désavantages marqués, il n'en reste plus que des vestiges dont la signification a échappé jusqu'ici aux mycologues. Grâce à la nutrition holophytique, les gamètes d'algues *peuvent vivre assez longtemps en attendant la copulation* ; l'œuf, de son côté, pourra se *suffire et même augmenter ses réserves*, toujours grâce à la *présence de la chlorophylle*. Les gamètes des Champignons n'avaient pas cette ressource ; *leur phase d'activité achève leur épuisement*, et *l'œuf qui résulterait de leur union serait condamné lui-même à la famine*, tout au moins dans les conditions ordinaires.

C'est sans doute ce qui explique pourquoi nous ne trouvons chez les Champignons que deux cas qui rappellent *l'union de gamètes en dehors des gamétanges* : celui du *Polyphagus Euglenae* et *celui des Monoblepharidées*, et encore le premier a-t-il été mal interprété jusqu'ici.

A. — La reproduction sexuelle du *Polyphagus* diffère du type des Chlamydomonadinées, par les particularités suivantes qui tiennent à *l'absence de chlorophylle.*

Les gamétanges du *Polyphagus* ne peuvent être distingués des sporanges, et les gamètes qui en proviennent ont la structure et l'aspect des zoospores ordinaires.

Ces gamètes sont cependant incapables d'assurer, dans les conditions ordinaires, la continuation du développement ; il est nécessaire qu'une copulation intervienne. *Si cette copulation avait lieu, comme chez les Algues, entre gamètes actifs, sortant de gamétanges*, l'œuf ne pourrait remplir son rôle *de cellule de réserve*, puisqu'il serait réduit à un élément incolore, dépourvu de tout mode de nutrition ; *cet œuf, très pauvre en protoplasme et en énergie par le fait même de son origine*, ne pourrait accumuler les *substances nécessaires à la formation d'un nouveau sporange*.

Nous nous expliquons ainsi pourquoi les gamètes chez les Champignons ne s'unissent pas comme chez les Algues à leur sortie des gamétanges ; ce procédé, s'il a existé, a bien vite disparu, puisqu'il montrait des désavantages certains.

La difficulté a été tournée de diverses manières, et le *Polyphagus Euglenae nous en fournit précisément un exemple*. Dans ce genre, les gamètes commencent à se nourrir en parasites des Euglènes, exactement comme les zoospores ordinaires, et ce n'est qu'après avoir ainsi accumulé des réserves suffisantes que ces gamètes *effectuent leur copulation* ; comme ils sont immobiles, *ils utilisent un de leurs filaments nourriciers pour assurer l'union des cytoplasmes et des noyaux*. La zygospore qui en provient possède, grâce *à cette nutrition préalable des gamètes*, les matériaux nécessaires pour assurer la suite du développement (fig. 6).

D'après les observations du Dr W. Lœwenthal, un mode de reproduction analogue se produirait dans le *Zygorhizidium Willei* (1).

Il est même possible que cette *nutrition préalable* des ga-

(1) W. Lœwenthal : Weitere Untersuchungen an Chytridiaceen (*Archiv. f. Protistenkunde*, 1904).

mètes avant la copulation existe chez des espèces qui n'ont pas encore acquis de système radiculaire ; on pourrait

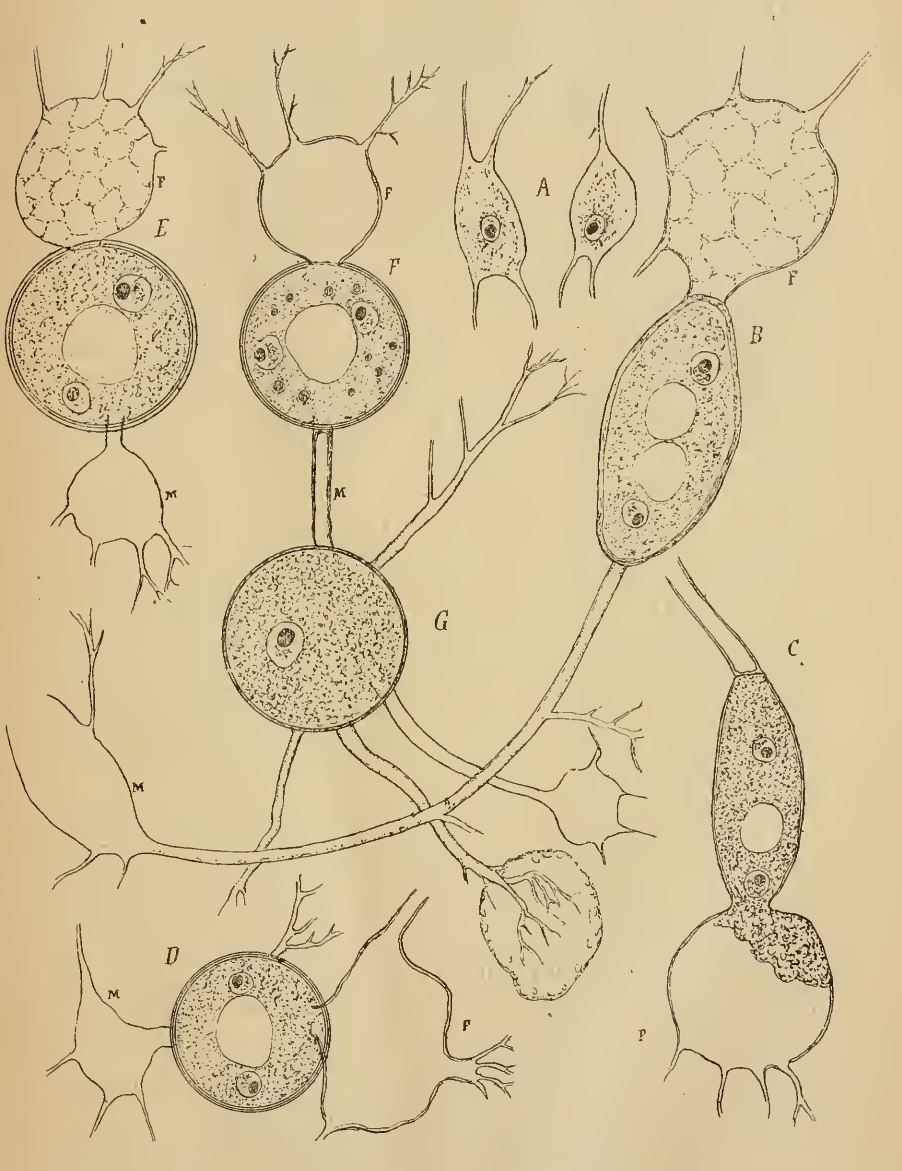


Fig. 6. — Le *Polyphagus Euglenæ*. Kystes et zygospores.

sans doute donner cette signification aux phénomènes décrits dans le genre *Diplophysa*, si on les connaissait mieux.

On sait, en effet, que dans les espèces de ce genre on trouve, au moment de la reproduction, deux cellules voisines de taille différente ; la plus petite déverse son contenu dans la plus grosse qui est désignée sous le nom d'oosporange.

Si nos vues sont exactes, il s'agit simplement de la copulation de deux gamètes après nutrition préalable, et la grosse cellule n'est nullement un oosporange : elle doit être considérée simplement comme un gamète femelle ; nous nous trouvons en présence d'un cas d'hétérogamie rappelant celui du *Chlamydomonas Monadina* ; le contenu du microgamète se déverse dans la cellule du macrogamète. Il sera fort intéressant de savoir comment se comportent les noyaux.

Dans cette manière d'envisager les choses, on n'a plus affaire à des modes de sexualité, sans relation les uns avec les autres : nous rentrons dans le schéma général, auquel s'ajoute simplement la *nutrition préalable des gamètes* avant la copulation ; les différences d'aspect dans la copulation tiennent uniquement au fait que cette nutrition préalable est assurée par des rhizoïdes ou par la surface même du corps.

Si ce mode de reproduction sexuelle ne s'est pas généralisé chez les Champignons, c'est qu'il n'a pu s'adapter au mode de vie des diverses espèces ; cette *nutrition préalable* des gamètes assure bien *la vitalité de l'œuf*, mais elle rend *très difficile la réunion des gamètes*, puisque ceux-ci ont perdu leur motilité et qu'il leur faut se mettre en relation par un filament copulateur ; *cela suppose une organisation particulière et exige d'autre part que les individus ne soient pas trop éloignés les uns des autres.*

B. — Les Monoblépharidées nous montrent un autre essai qui s'est produit sur un type d'organisation déjà

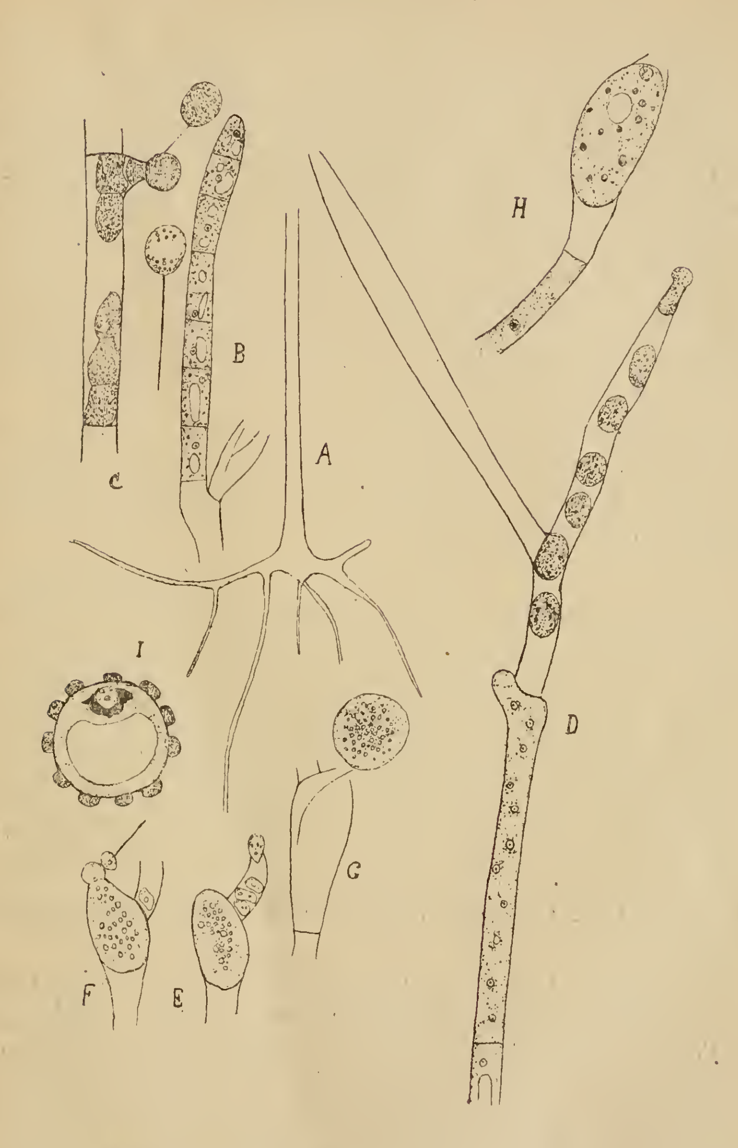


Fig. 7. — *Monoblepharis brachyandra*. A, thalle avec rhizoïdes : B, C, sporanges ; E, anthéridie et oogone à une seule oosphère ; F, fécondation. — *Monoblepharis polymorpha*, variété. B, D, sporanges ; G, sortie de l'œuf ; I, œuf avec sa membrane épineuse ; H, oosphère à un seul noyau. D'après Lagerheim.

moins primitif : nous pouvons nous en faire une idée en consultant un mémoire récent de Lagerheim (1).

L'organisation générale de ces Champignons est celle des Chytridiacées supérieures et des Oomycètes ; le thalle qui est continu se compose de rhizoïdes et de filaments végétatifs ; les premiers s'enfoncent dans le substratum constitué ordinairement par des débris de plantes ou de lichens séjournant dans l'eau ; les filaments végétatifs se dressent perpendiculairement au substratum et se ramifient plus ou moins (fig. 7, A) ; le protoplasma renferme un grand nombre de noyaux.

Le Champignon se reproduit au moyen de zoospores arrondies, à un seul flagellum, qui se forment au nombre d'une dizaine dans des sporanges terminaux ou intercalaires (fig. 7, B, C, D).

La reproduction sexuelle s'effectue entre gamètes mobiles ; mais, tandis que les gamétanges mâles se comportent comme les sporanges ordinaires et donnent naissance à des anthérozoïdes que l'on pourrait confondre avec des zoospores, il en est autrement des *gamétanges femelles* ; ceux-ci ne fournissent *qu'un seul gamète uninucléé* ; celui-ci renferme donc, *condensée en un élément unique, la valeur de plusieurs gamètes* (fig. 7, E, F, G) ; aussi l'oosphère est-elle riche en substances de réserve. *L'œuf pourra par suite suffire aux débuts de la germination* (fig. 7, I).

Le rameau des Monoblépharidées nous montre un second essai en vue d'assurer une nutrition suffisante de l'œuf, malgré l'absence de la nutrition holophytique ; il possède un avantage marqué sur le premier essai représenté par le *Polyphagus*, en ce sens que la rencontre des gamètes, s'opérant à la sortie des gamétanges, utilise

(1) G. Lagerheim : Unter. über die Monoblepharideen (Travaux de Botanique de l'Université de Stockholm. Bd. III, 1900).

encore l'appareil locomoteur ; mais il a un grave inconvénient, c'est d'entraîner une inégalité très grande entre le nombre des gamètes mâles et des gamètes femelles, d'où une perte de substance considérable. Enfin l'œuf se trouve abandonné dans un milieu quelconque qui peut être totalement impropre à son développement ultérieur. Peut-être faut-il voir dans ces raisons l'explication de l'arrêt qui s'est produit dans l'évolution des Monoblépharidées, alors surtout que d'autres espèces avaient su résoudre les difficultés que l'absence de nutrition holophytique apportait à la réunion immédiate des gamètes et au développement ultérieur de l'œuf.

En effet, la marche en avant des diverses lignées phylogénétiques s'est faite sur un progrès d'une nature bien spéciale et adaptée très étroitement au but poursuivi : *les gamétanges se sont formés au contact et se sont mis en relation directe.*

C. — Lorsque les gamètes deviennent libres dans l'eau, une partie d'entre eux se trouvent sacrifiés sans aucun profit pour la plante, parce qu'ils n'arrivent pas à rencontrer le second gamète nécessaire à la formation de l'œuf ; cette perte de substance ne semble avoir eu aucune importance chez les Algues, qui puisent à discrétion leurs éléments carbonés dans le grand réservoir de l'atmosphère.

Les Champignons, moins bien partagés à ce point de vue, ont réussi à éviter cet inconvénient, *en réalisant l'union des gamétanges eux-mêmes qui se mettent directement en communication* ; certains gamètes se trouveront encore inutilisés parce que le nombre de ces éléments peut varier beaucoup dans les gamétanges en présence ; mais leur substance ne sera pas perdue ; *elle servira à assurer une meilleure nutrition des gamètes privilégiés.* Il faut croire que ce dernier résultat primait tous les autres, puisque *nous voyons chez les Péronosporées le nombre des*

gamètes privilégiés diminuer progressivement jusqu'à l'unité.

Ainsi les avantages d'une telle disposition sont incontestables ; aucune perte de substance n'a lieu du fait de gamètes qui s'égarent à la poursuite d'une copulation de plus en plus problématique ; d'autre part, l'œuf reste ainsi en communication avec la plante mère au moins pendant un certain temps.

Cette mise en communication directe des gamétanges devient la règle pour tous les Champignons siphomycètes ; elle fait son apparition de très bonne heure avec les Chytridiacées, se continue avec les Saprolégniacées, les Péronosporées, les Mucorinées, et se transforme progressivement sous l'influence de la vie aérienne pour donner les gamétophores des Ascomycètes et des Basidiomycètes.

Dans ces conditions, comment pourrait-on rattacher les Champignons aux Algues ? Chez celles-ci, il n'existe rien de pareil : presque partout nous voyons le gamète mâle doué de mouvements aller à la recherche du gamète femelle ; quand il est immobile, comme chez les Floridées, il n'en doit pas moins être transporté plus ou moins loin avant de rencontrer le trichogyne ; la reproduction des Conjuguées elle-même n'a que des rapports bien éloignés avec celle d'un *Ancylistes* ou d'un *Myzocytium* ; à coup sûr, il n'existe entre elles aucun lien phylogénétique.

La conjugaison des gamétanges chez les Champignons se fait au contraire suivant un schéma général qui répond à une nécessité physiologique et dont il est facile de dégager les divers types. Ces derniers correspondent à des directions différentes de l'évolution.

Afin de bien saisir les caractères de la sexualité dans les divers types issus d'une même souche que nous allons étudier, il est nécessaire de conserver aux gamétanges et

aux noyaux qu'ils renferment leur valeur exacte et leur signification propre : un gamétange est un organe qui à maturité fournit autant de gamètes qu'il contient de noyaux. Lorsque les gamétanges restent séparés, les gamètes sont mis en liberté ; *l'union directe des gamétanges a eu pour premier résultat de rendre inutile la différenciation morphologique des gamètes* ; mais chaque noyau de gamétange continue à être le centre d'un énergide sexuel ayant la valeur d'un gamète.

Lorsque les gamétanges sont séparés, la fécondation consiste en l'union de deux gamètes avec fusion des noyaux ; lorsque les gamétanges sont en communication, la fécondation ne sera plus apparente que par les fusions nucléaires entre les énergides sexuels copulant deux par deux. L'essence du phénomène est identique dans les deux cas : *fusion de deux gamètes, fusion de deux énergides.*

Avec des gamétanges séparés, le résultat de la copulation de deux gamètes est un *œuf simple.* Avec des gamétanges communiquant librement, il y a autant de ces œufs simples que de noyaux doubles de copulation ; mais chacun d'eux ne se différencie pas morphologiquement ; c'est l'ensemble qui se recouvre d'une membrane et acquiert ainsi la valeur d'*œuf composé.*

Avec des gamétanges séparés, il y a fréquemment une grande disproportion entre le nombre des gamètes mâles et celui des gamètes femelles ; un grand nombre meurent surtout parmi les premiers, parce qu'ils n'arrivent pas à destination. Lorsqu'il s'agit de gamétanges mélangeant directement leur contenu, il existe toujours une certaine inégalité dans le nombre des énergides sexuels fournis par chacun ; l'inégalité peut s'accentuer du fait de l'anthéridie, qui ne fournira au gamétange femelle qu'un certain nombre de ses énergides. Très souvent, c'est l'anthéridie qui joue le rôle de régulateur et qui détermine

le nombre des gamètes mâles et femelles qui copuleront. *La dégénérescence d'un plus ou moins grand nombre de noyaux dans l'oogone n'est donc pas une anomalie : c'est une conséquence de l'absence de noyaux mâles en nombre suffisant pour assurer la copulation de tous les énergides femelles.*

Nous devons distinguer deux directions principales : l'une dans laquelle les gamétanges qui se mettent en communication sont semblables ; il y a *isogamétangie* comme chez les Mucorinées ; l'autre dans laquelle les gamétanges sont de taille et parfois aussi de forme différente ; on les distingue alors en anthéridies et oogones : il y a *hétérogamétangie* comme chez les Péronosporées et les Saprolégniacées.

a) L'isogamétangie, selon toute probabilité, a été léguée aux Mucorinées par des Chytridiacées voisines du *Zygochytrium aurantiacum*. Cette espèce, qui n'a été étudiée jusqu'ici que par Sorokin, offre le plus grand intérêt : *a priori*, on doit admettre que les rameaux copulateurs et par suite les gamétanges qui les terminent sont plurinucléés ; selon toute probabilité, on rencontrera à l'intérieur de la zygospore des phénomènes nucléaires analogues à ceux que nous avons découverts chez les Mucorinées.

Dans les Mucorinées, les gamétanges renferment approximativement le même nombre de noyaux. Après la mise en communication des deux organes, il se produit une bipartition de noyaux avant la formation des énergides sexuels définitifs.

Cette division préalable des noyaux dans les gamétanges semble avoir un caractère général ; nous la retrouverons dans l'hétérogamétangie.

Il est inutile d'entrer ici dans des détails que nous connaissons ; ces énergides se fusionnent par deux au fur et à mesure que le mélange des protoplasmes des deux gamétanges amène leur rencontre ; les noyaux qui

ne trouvent pas à copuler entrent en dégénérescence, mais ils sont relativement peu nombreux.

La zygospore est un *œuf composé*, qui renferme un grand nombre de noyaux doubles de copulation. On y trouve également en abondance des substances de réserve, consistant en globules d'huile et en gros corpuscules chromatiques, ces derniers se colorent comme les cristaux de mucorine qui se rencontrent dans les jeunes zygospores, et nous serions assez disposé à croire que les gros corpuscules chromatiques de la zygospore âgée sont constitués par de la mucorine.

Notons encore les changements de structure qui se succèdent dans la zygospore : structure dense, vacuolaire, réticulaire, alvéolaire, et la constitution de la membrane propre qui se divise en épispore ou couche charbonneuse et endospore, le tout enveloppé au contact par la membrane des gamétanges.

La conjugaison des Mucorinées réalise un type normal et primitif de sexualité par communication directe des gamétanges, et nous serions bien étonné si l'on rencontrait chez les divers genres non étudiés des variations considérables par rapport à nos observations sur le *Mucor fragilis* et le *Sporodinia grandis*.

Ces variations ne peuvent guère exister, car le nombre des énergides en présence de provenance opposée n'est pas soumis à de grands écarts ; le 2e type qui nous reste à étudier présente au contraire, à cet égard, les plus grandes différences.

b) Dans l'hétérogamétangie, nous devons actuellement distinguer deux cas principaux : dans le premier, tous les gamètes restent indifférents ; par suite, il n'existe pas de fusions nucléaires lors de la mise en communication des gamétanges. Dans le second cas, un plus ou moins grand nombre des gamètes de chaque gamétange arrivent à copulation.

1° Une seule espèce, l'*Ancylistes Closterii*, semble jusqu'ici réaliser le type des gamétanges à gamètes indifférents ; déjà, nous avons vu que les zoospores ne se différencient pas dans les sporanges : ceux-ci germent directement en un filament.

Les gamétanges se distinguent en anthéridies et en oogones : tandis que le nombre des énergides de l'anthéridie est ordinairement de quatre, celui des énergides de l'oogone est de huit ou de seize : ce nombre n'est atteint *qu'après une division préalable des noyaux*.

L'anthéridie déverse son contenu dans l'oogone : l'œuf devrait se trouver formé régulièrement de l'union de quatre énergides mâles avec quatre énergides femelles, les autres noyaux femelles surnuméraires étant appelés à disparaître.

Au lieu de cela, nous avons trouvé, jusque dans des oospores très âgées, tous les noyaux distincts et possédant chacun une structure normale.

Nous sommes donc forcé de conclure que dans l'*Ancylistes* nous avons affaire à des *gamètes indifférents*.

Par suite, la formation que nous désignons sous le nom d'oospore ne rentre dans la catégorie d'aucune de celles que l'on connaît actuellement : *elle renferme mélangés et non fusionnés des énergides mâles et des énergides femelles en proportion variable* : c'est une *hétérospore*.

Le fait est tellement exceptionnel dans la nature que, malgré le grand nombre de nos observations, nous nous demandons encore si une fusion tardive n'interviendrait pas à la germination.

Nous ne le croyons pas cependant, et sans doute faut-il rattacher cette anomalie à celle que nous avons constatée dans le sporange, où le filament germinatif renferme, non différenciées, les huit zoospores.

Il faut croire du reste que ce phénomène d'indifférence

constatée tout à la fois du côté des zoospores et des gamètes n'a guère été favorable à l'évolution, puisque l'*Ancylistes Closterii* se présente comme un type unique, sans aucune descendance.

2° Le second cas se trouve réalisé chez les Péronosporées : ceux-ci tiennent ces caractères de leur reproduction, d'ancêtres comme le *Myzocytium vermicolum*, appartenant aux Chytridiacées supérieures.

Nous avons établi précédemment comment les choses se passent dans le *Myzocytium* ; il existe une grande disproportion entre le nombre des noyaux de l'oogone et celui de l'anthéridie : tandis que l'oogone renferme ordinairement huit énergides, l'anthéridie n'en possède que deux ; encore peut-elle, sans doute, les partager entre deux oogones voisins. Il en résulte qu'un *seul énergide de chaque oogone* peut être fécondé : l'œuf qui en résultera utilisera pour lui-même la substance des autres gamètes sacrifiés ; leurs noyaux disparaîtront progressivement par degénérescence.

Il nous a été impossible de vérifier s'il existe une mitose dans chaque gamétange, préalablement à la copulation : d'après ce qui a lieu ailleurs, la chose est assez probable.

Le but atteint chez le *Myzocytium vermicolum*, dont l'œuf arrive ainsi à ne comprendre qu'un noyau double de copulation, présentait sans doute de grands avantages pour l'espèce, car c'est de ce côté que va tendre la série des transitions que nous observons chez les Péronosporées.

Nous avons été l'un des premiers avec Wager à étudier la reproduction sexuelle des Péronosporées : elle a fait depuis l'objet de nombreux travaux, parmi lesquels il est juste d'accorder une mention spéciale à ceux de Stevens : en réalité, c'est ce savant qui semble avoir fixé définitivement les caractères généraux de la fécondation dans ce

groupe ; il les a résumés dans un mémoire publié en 1901 (1).

Le fait qui nous frappe tout d'abord dans le gamétange femelle, c'est la séparation du protoplasma, au bout d'un temps assez court, en une couche périphérique, désignée sous le nom de périplasme, et d'une partie centrale, qui a reçu le nom d'ooplasme ; une autre particularité, c'est que les noyaux de l'oogone, comme ceux de l'anthéridie, subissent *deux bipartitions successives*.

Cela étant, nous constatons les variations suivantes qui peuvent se montrer dans des espèces très voisines.

Considérons d'abord l'*Albugo Bliti* (2) : l'oogone et l'anthéridie en présence contiennent de nombreux noyaux qui se mettent bientôt en division ; ces noyaux sont au nombre de 250 environ dans l'oogone et approximativement de 35 dans l'anthéridie : le cytoplasme de l'oogone se différencie en ooplasme et périplasme ; les noyaux en division se groupent à la surface de l'ooplasme et à la métaphase, un certain nombre d'entre eux abandonnent un des noyaux-frères dans l'ooplasme; celui-ci reçoit de la sorte une cinquantaine de noyaux (fig. 8, B). L'oosphère est donc multinucléée ; un globule oléagineux, analogue à ceux que nous avons signalés autrefois chez plusieurs Saprolégniées et Péronosporées, apparaît au centre de l'oosphère ; Stevens le désigne sous le nom de cœnocentre (fig. 6, D); il est très réduit et disparaît plus tard ; les noyaux de l'oosphère subissent une seconde mitose. C'est à ce moment que le tube anthéridien apporte dans l'oosphère ses éléments nucléaires qui ont subi, eux aussi, deux divisions successives (fig. 8, A) ; ils sont au nombre d'une centaine et copulent par paires avec les noyaux femelles

(1) Stevens : Gametogenesis and Fertilization in *Albugo* (*Bot. Gazette*, vol. XXXII, 1901).

(2) Stevens : The Compound oosphere of *Albugo Bliti* (*Bot. Gaz.*, vol. XXVIII, 1899).

(fig. 6, C). La membrane de l'œuf s'épaissit, se subdivise en endospore et exospore ; celle-ci est recouverte de protubérances.

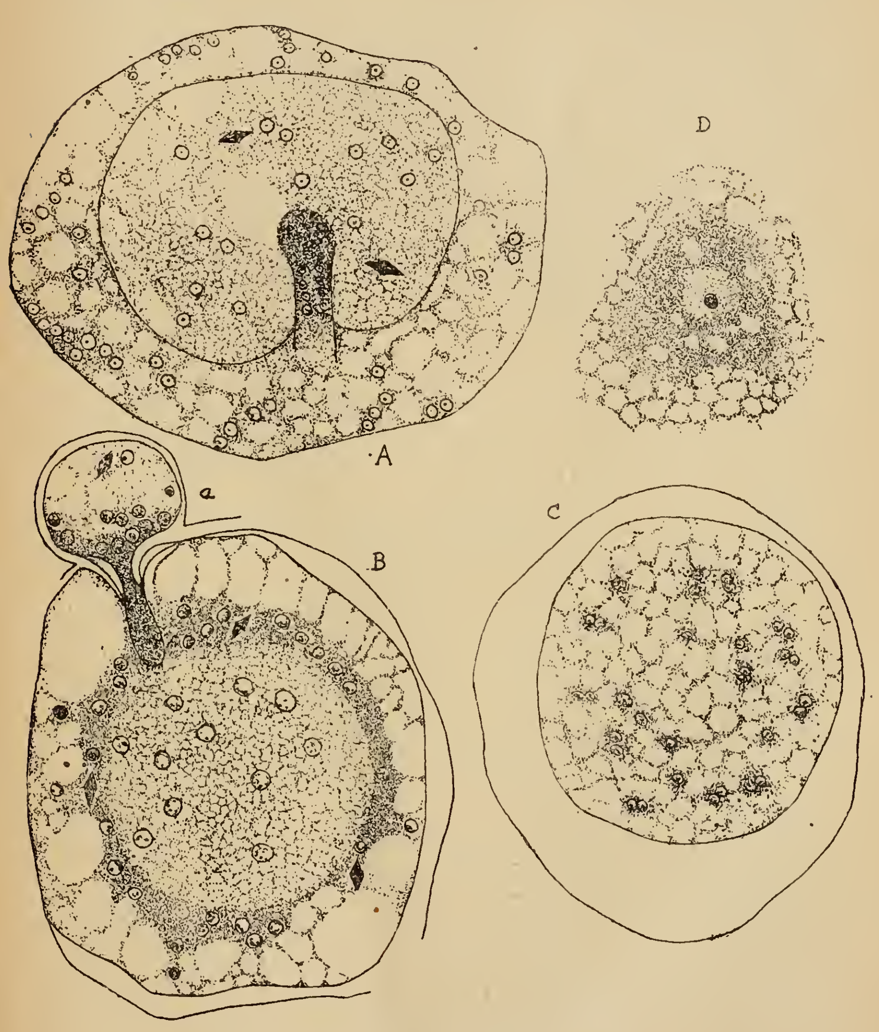


Fig. 8. — *Albugo Bliti* (d'après Stevens).

L'*Albugo Portulacæ* se comporte à peu près de la même façon.

Chez ces deux genres il existe une sorte d'invagina-

tion dans l'anthéridie, de la portion d'oogone au contact : c'est ce que Stevens désigne sous le nom de « papille réceptive ».

Dans l'*Albugo Tragopogonis*, l'ooplasme se différencie comme dans les deux espèces précédentes avec de nombreux noyaux ; l'anthéridie fournit également de nombreux noyaux. La fécondation, malgré cela, ne se produit qu'entre un seul noyau mâle et un seul noyau femelle, les noyaux surnuméraires se détruisant. Le noyau de copulation subit des mitoses répétées, si bien que l'oospore devient multinucléée.

La papille réceptive est réduite, mais le cœnocentre est bien développé.

Enfin, avec l'*Albugo candida*, le périplasme et l'ooplasme ne se différencient que lorsque la seconde mitose est achevée (fig. 9, A) ; les noyaux, à l'exception d'un seul, se rendent dans le périplasme, qui s'isole par une cloison (fig. 9, B, C, D) ; l'anthéridie fournit un ou deux noyaux ; un seul est utilisé dans la fécondation.

La papille réceptive est rudimentaire ; le cœnocentre atteint ici son maximum de développement et paraît jouer un rôle chimiotactique sur les noyaux sexuels (fig. 9, D, E, F) ; c'est d'ailleurs dans cette espèce que nous avions signalé sa présence, il y a déjà fort longtemps, sans nous prononcer sur son rôle.

Plusieurs questions importantes se posent au sujet des différences que nous venons de constater.

Stevens incline à penser que dans l'évolution l'*œuf composé* tel qu'il est formé dans l'*Albugo Bliti* et dans l'*Albugo Portulacæ* a précédé l'œuf simple de l'*Albugo candida*; la chose est fort possible. Mais il est bien évident que ces structures ont pu se développer individuellement ; les différences s'expliquent très bien en supposant que l'anthéridie seule a joué le rôle de régulateur : quand le second gamétange fournissait un nombre de noyaux sen-

siblement égal à celui du premier, comme chez les Mucorinées, le plus grand nombre des énergides arrivaient à copulation, et on ne rencontre alors aucune distinction en

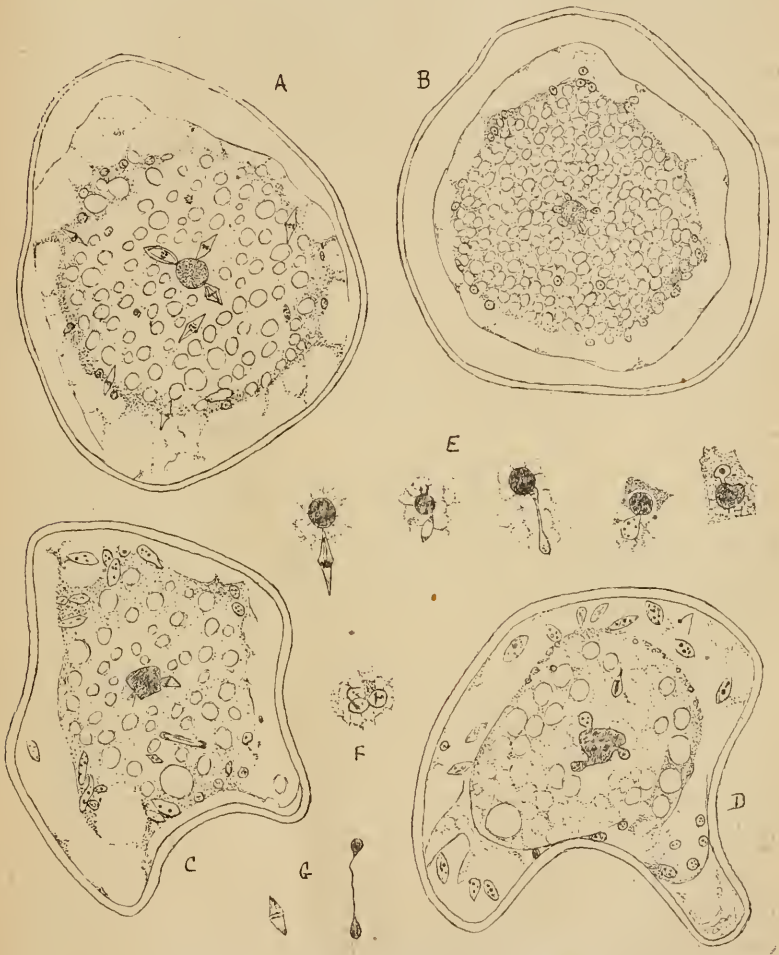


Fig. 9. — *Albugo candida* (d'après Stevens).

ooplasme et périplasme. L'existence d'une anthéridie change les conditions de la fécondation ; elle ne fournit en aucun cas à l'oogone un nombre suffisant de noyaux pour assurer la copulation de tous les énergides femelles ;

l'écart est assez considérable pour que *normalement* un grand nombre de noyaux femelles soient sacrifiés : nous voyons là l'origine du *périplasme* ; l'ooplasme correspond à la cinquantaine de gamètes privilégiés qui copuleront avec ceux qui sont fournis par l'anthéridie. Que celle-ci arrive à ne plus fournir qu'un ou deux noyaux,et on aura le cas de l'*Albugo candida*. L'*Albugo Tragopogonis* représente un exemple d'indifférence des énergides sexuels en présence analogue à celui qui nous a été fourni par l'*Ancylistes*,avec cette différence que celui-ci est partiel, alors que celui-là est total.

On a souvent tort de vouloir faire dériver toutes ces dispositions les unes des autres en ligne droite : il s'agit fréquemment de déviations sous l'influence des causes les plus simples ; aussi est-il inutile parfois de rechercher quelle est la disposition la plus primitive ; pour nous, par exemple, l'hétérogamétangie et l'isogamétangie ne dérivent pas nécessairement l'une de l'autre chez les Champignons; le *Zygochytrium* est un type primitif au même titre que les *Lagenidium* et les *Myzocytium* : leurs descendants ont évolué séparément et parallèlement.

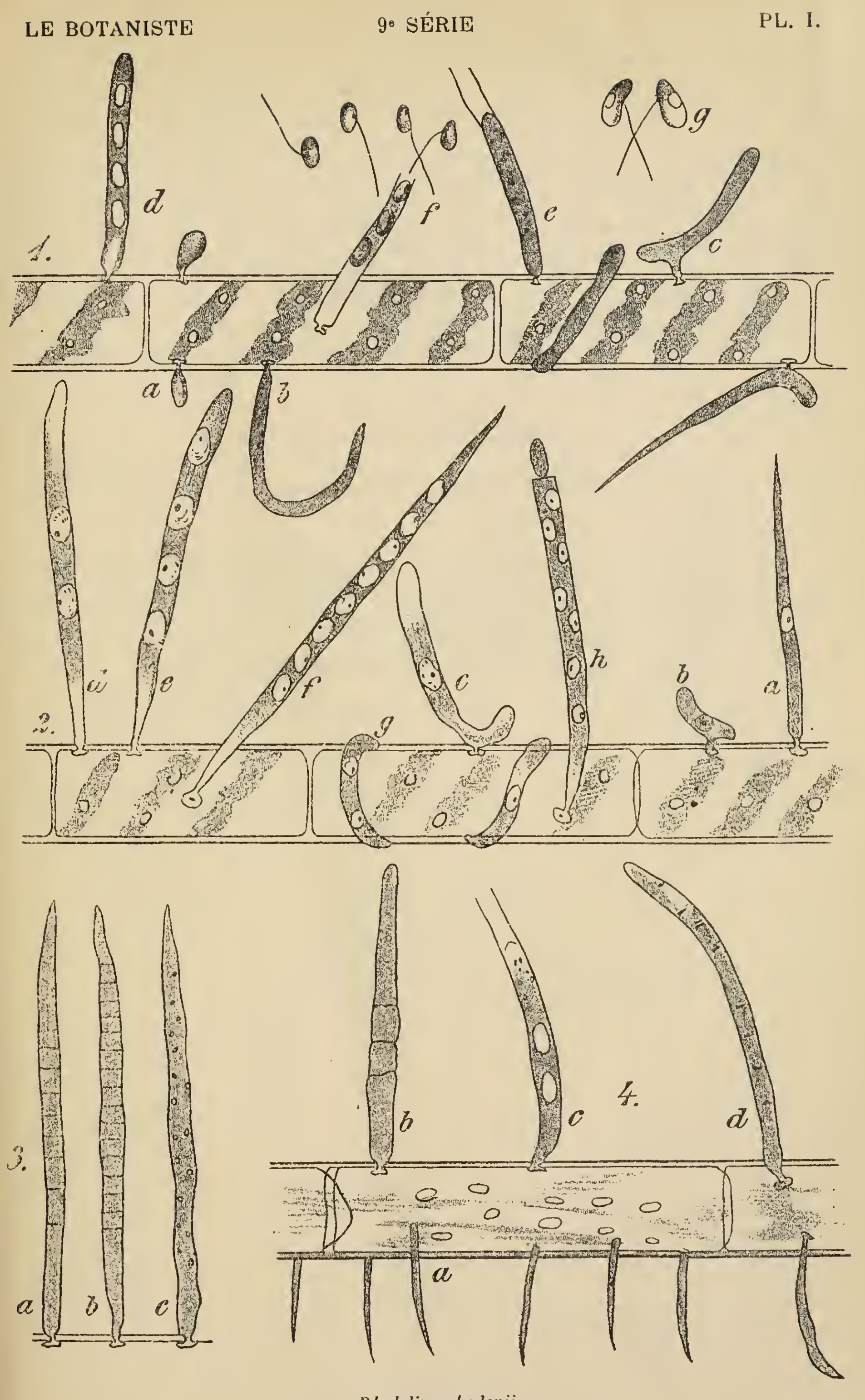
Le rôle et la nature du cœnocentre peuvent prêter encore à controverse ; sans vouloir critiquer les raisons fournies par Stevens à l'appui d'une action sur les noyaux tout à la fois attractive et nutritive, nous pensons qu'on aurait tort d'en exagérer l'importance.

En effet, nous avons vu que chez les Mucorinées, il existe dans la zygospore un certain nombre de corpuscules chromatiques analogues : nous avons été conduit à les considérer comme des dépôts de *mucorine* non cristallisable. Allons plus loin ; cette substance présente avec la chromatine des nucléoles une analogie certaine : ses propriétés chromatophiles sont sensiblement les mêmes : cette dernière peut augmenter progressivement

de volume ou se dissoudre ; elle s'amasse pendant la période de repos et est utilisée dans la période d'énergie kariokynétique. Nous supposons qu'il pourrait bien en être de même de ces corpuscules chromatiques qui ne me paraissent pas devoir rentrer tous dans la catégorie des éléments figurés de la cellule.

Quoi qu'il en soit, nous sommes arrivé au but que nous nous étions proposé de remplir dans cette première partie de nos recherches sur l'origine du périthèce chez les Ascomycètes ; il nous semble que l'exposé précédent et les observations nouvelles sur lesquelles il s'appuie ne laisseront aucun doute sur le développement autonome de la sexualité chez les Siphomycètes ; nous avons essayé de la suivre pas à pas et de rendre compte des raisons et des causes qui l'ont modifiée en lui imprimant ses caractères particuliers et qui se résument en deux mots : *union des gamétanges.*

C'est avec ce point de départ solide que nous suivrons le développement de la sexualité chez les Ascomycètes dans la seconde partie de ce travail ; nous y développerons le mémoire manuscrit qui a été soumis dernièrement au jugement de l'Académie et qui, sur un rapport de M. le Dr Bornet, a été honoré du grand prix des sciences physiques.



Rhabdium hedenii.

PLANCHE II

Myzocytium vermicolum Zopf, fig. 1-6.

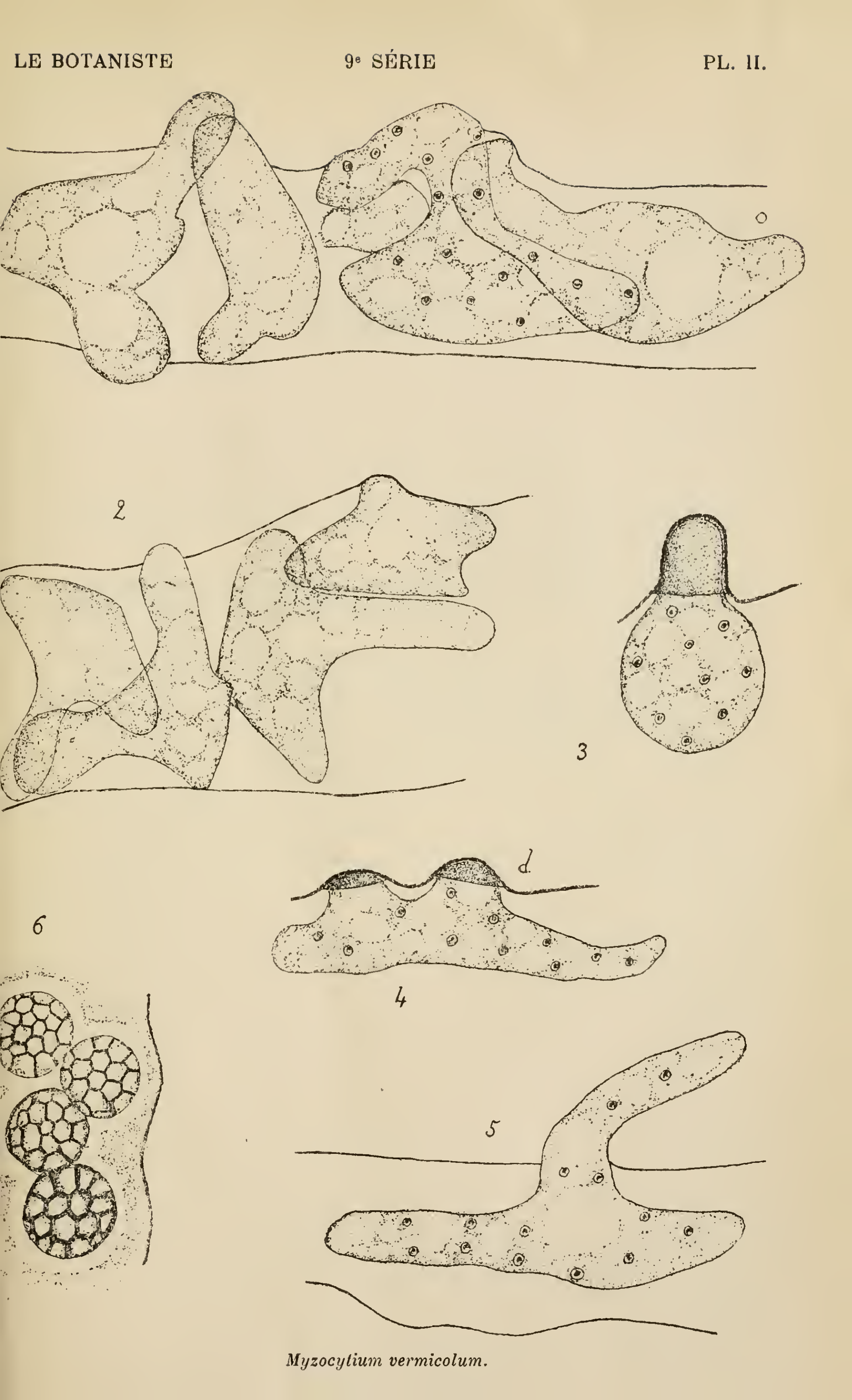
Fig. 1. — Différents aspects du parasite à l'intérieur d'une anguillule.

Fig. 2. — Id.

Fig. 3, 4. — Sporanges dont l'un présente deux cols de sortie pour les zoospores; au niveau de chaque col, la cuticule se colore en forme de calotte sous l'action digestive du parasite.

Fig. 5. — Sporanges avec très long col.

Fig. 6. — Groupe d'oospores avec leur membrane réticulée.



Myzocytium vermicolum.

PLANCHE III

Myzocytium vermicolum Zopf, fig. 1-11.

Fig. 1, 2, 3, 4, 5. — Structure histologique du parasite à ses divers stades de développement.

Fig. 6. — Sortie des zoospores.

Fig. 7. — Zoospores à deux flagellums et début de germination.

Fig. 8. — Sporange avec protoplasma granuleux contenant de grandes vacuoles.

Fig. 9. — Chaînette de sporanges avec vacuoles : le sporange médian n'en renferme qu'une grande au centre.

Fig. 10. — Sporanges vides.

Fig. 11. — Anguillule envahie par le parasite.



EXPLICATION DES PLANCHES

Nota. — Toutes les figures représentant des détails histologiques ont été dessinées à la chambre claire à l'aide d'un apochromatique Zeiss : elles ont subi ensuite une légère réduction pour la photogravure.

PLANCHE I

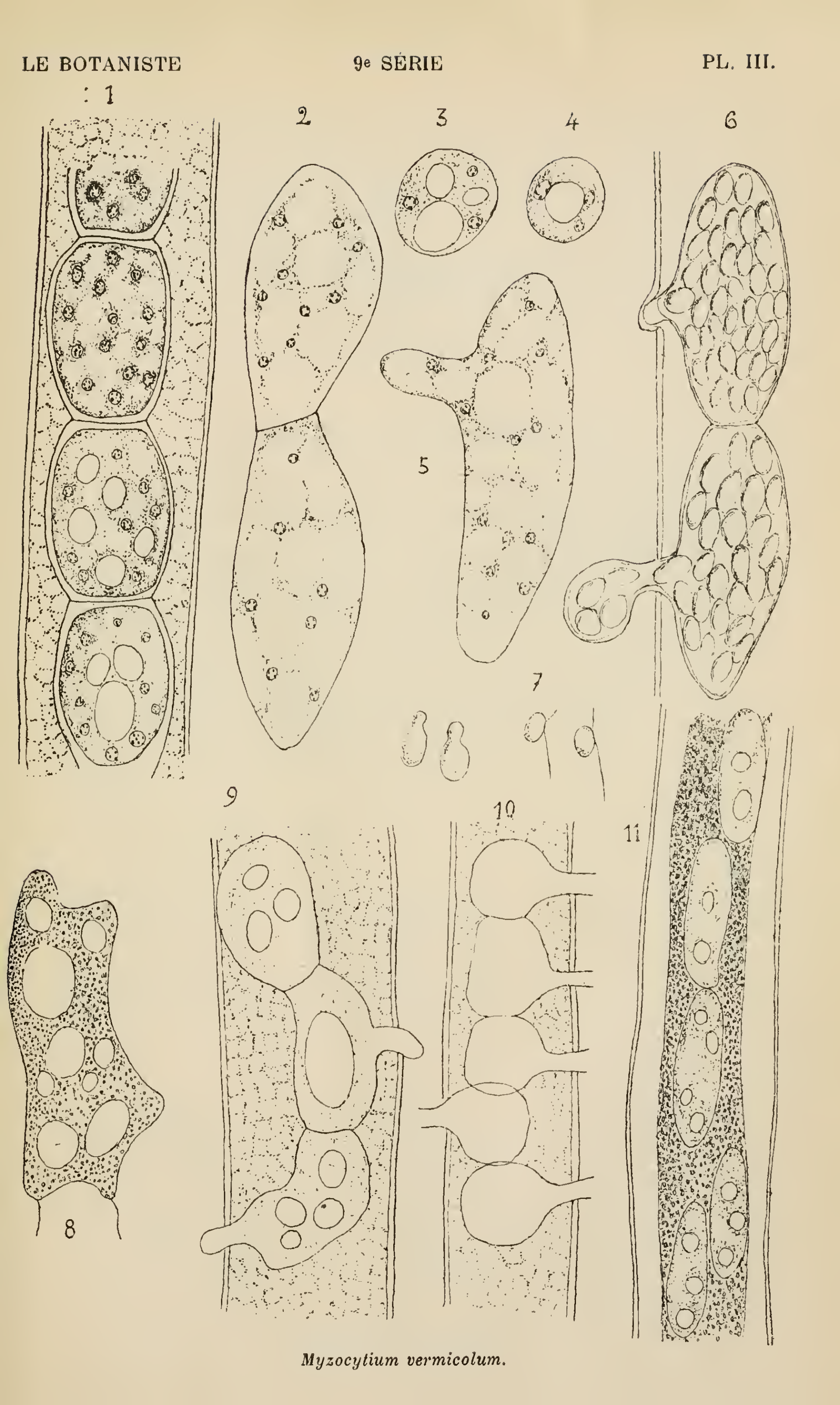
Rhabdium hedenii Wille (Dangeard), fig. 1-4.

Fig. 1. — Divers états du *Rhabdium* sur un filament de *Spirogyra* ; *a*, *b*, *c*, *d*, parasite avec son disque suçoir ; *e*, second sporange formé à l'intérieur du premier ; *f*, sortie des zoospores ; *g*, forme des zoospores.

Fig. 2. — Le même parasite après l'action des réactifs ; position, structure et nombre des noyaux.

Fig. 3. — Changements d'aspects du sporange pendant la sporulation ; cloisonnement transitoire.

Fig. 4. — Le même parasite sur un filament d'*Œdogonium*.



Myzocytium vermicolum.

PLANCHE IV

Myzocytium vermicolum Zopf, fig. 1-7.

Fig. 1. — Germination de zoospores à l'intérieur d'un sporange : elles germent par une sorte de bourgeonnement, comme celles qui sont dans le milieu extérieur.

Fig. 2. — Germination sur la paroi même d'une Anguillule.

Fig. 3. — Sporanges en chaînette.

Fig. 4. — Germinations assez avancées de zoospores à l'intérieur même des sporanges.

Fig. 5. — Zoospore germant sur les parois d'une anguillule.

Fig. 6. — Id.

Fig. 7. — Zoospores avec leur noyau, après fixation et coloration.



Myzocylium vermicolum.

PLANCHE V

Myzocytium vermicolum Zopf, fig. 1-13.

Fig. 1, 2, 3. — Gamétanges femelles et anthéridies avec leurs noyaux.

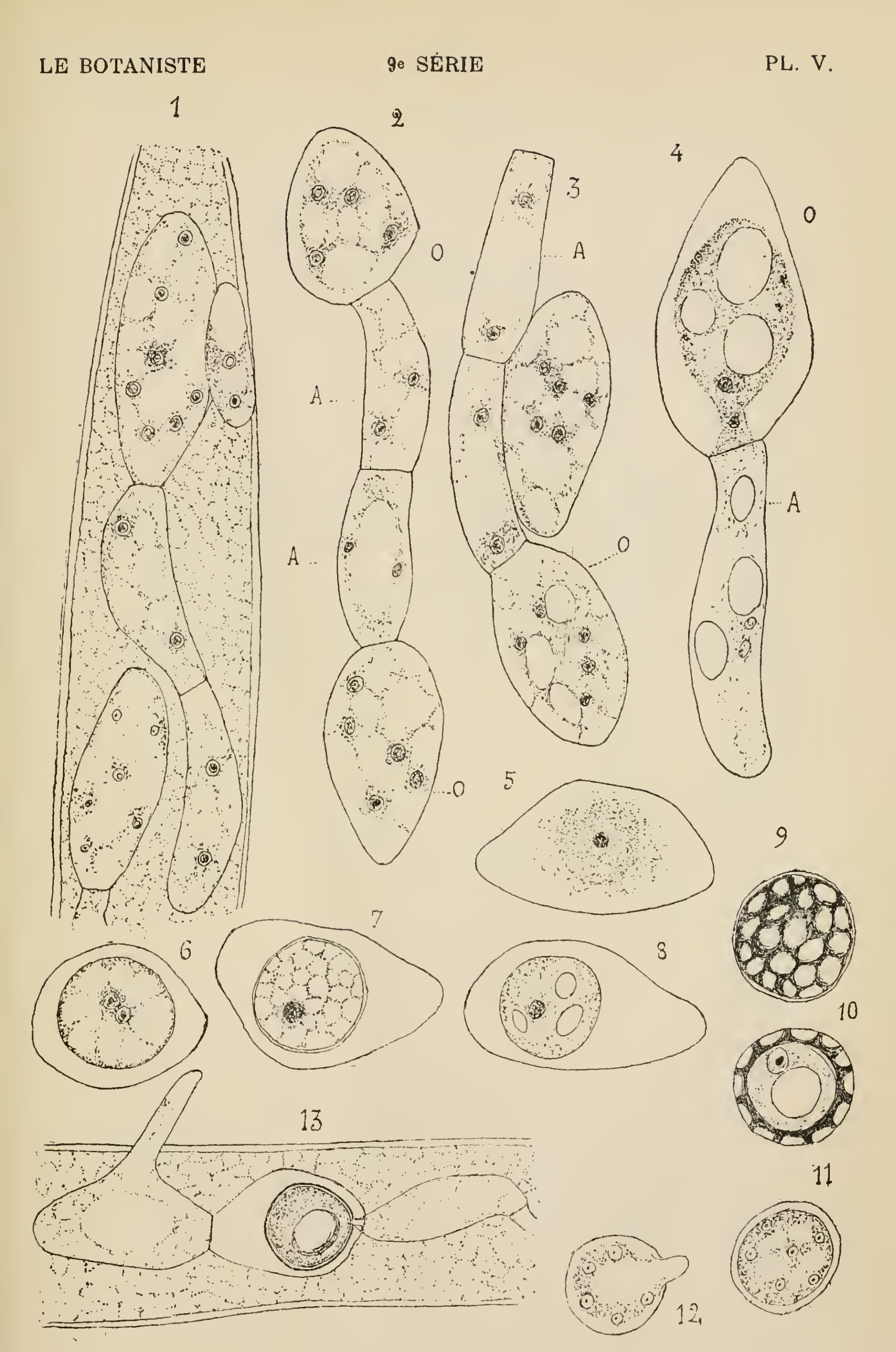
Fig. 4. — Id. au moment de la fécondation.

Fig. 5, 6, 7, 8. — Oospore au début de sa formation.

Fig. 9, 10. — Oospore âgée vue de face et en section.

Fig. 11, 12. — La germination d'une oospore; la membrane réticulée ou épispore n'a pas été figurée.

Fig. 13. — Le parasite montrant sur le même filament un sporange ordinaire, un oogone et une anthéridie.



Myzocytium vermicolum.

PLANCHE VI

Ancylistes Closterii Pfitzer, fig. 1-9.

Fig. 1. — Thalle du parasite à l'intérieur d'une Clostérie.

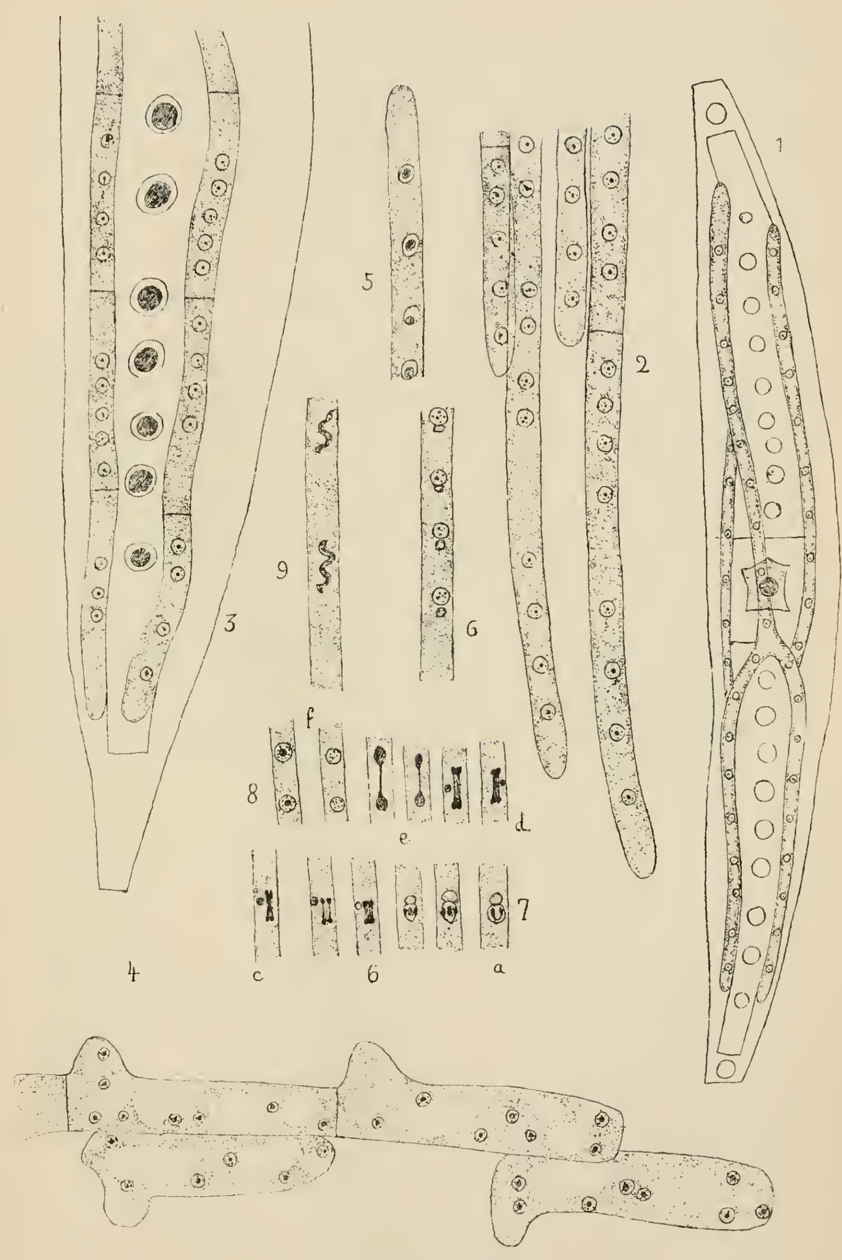
Fig. 2. — Répartition des noyaux par groupes de quatre ou cinq, avec le début de la formation des cloisons qui limitent les sporanges.

Fig. 3. — Thalle divisé en sporanges.

Fig. 4. — Sporanges après la première bipartition des noyaux.

Fig. 5, 8. — Détails de la division nucléaire.

Fig. 9. — Noyaux spiralés tels qu'on les trouve dans les filaments de germination.



Ancylistes Closterii.

PLANCHE VII

Ancylistes Closterii Pfitzer, fig. 1-5.

Fig. 1. — Thalle mâle et thalle femelle disposés l'un à côté de l'autre dans une même Clostérie ; gamétanges femelles avec noyaux en division. — Thalle mâle avec noyaux disposés par deux, sans qu'il y ait encore de cloisons.

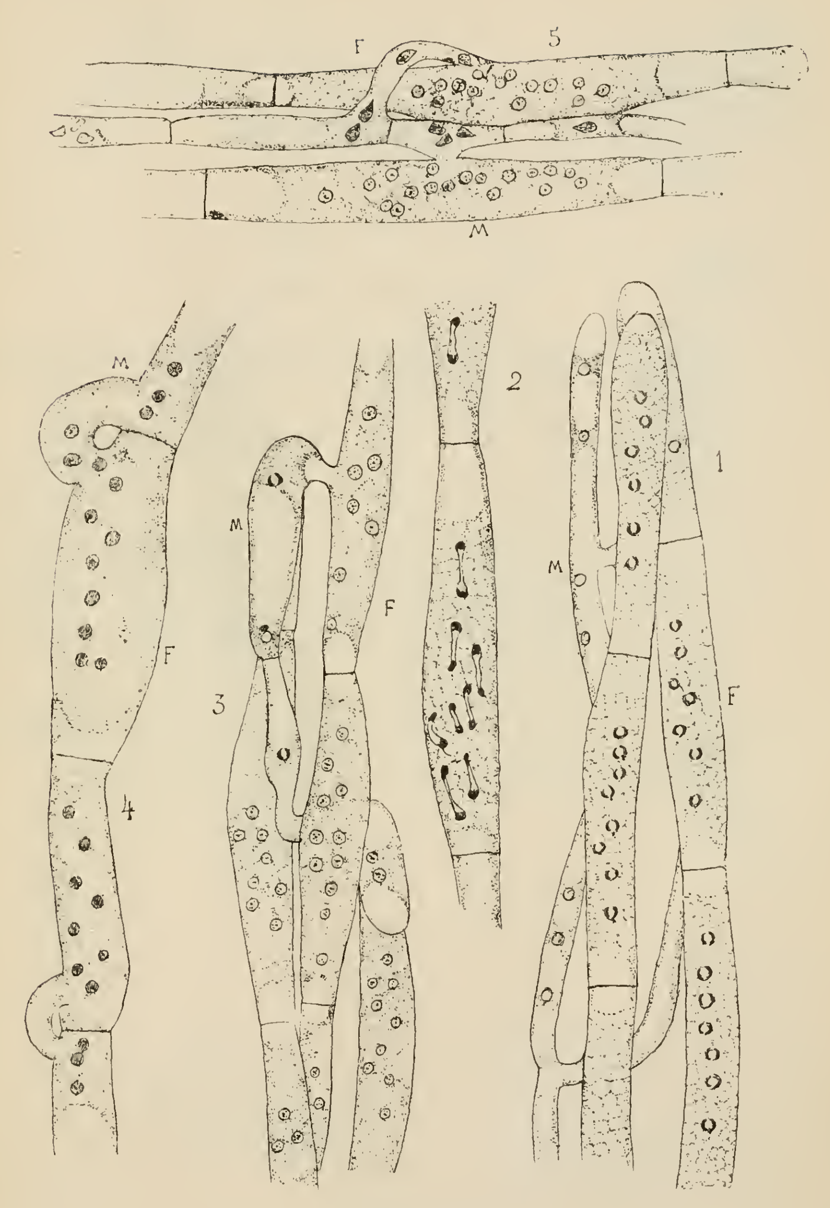
Fig. 2. — Gamétanges à 8 noyaux. Division nucléaire à l'anaphase.

Fig. 3. — Thalle mâle et thalle femelle au moment de la copulation : les deux noyaux de chaque anthéridie sont en division.

Fig. 4. — Cas intéressant de fécondation entre deux articles du même thalle.

Fig. 5. — Passage des quatre noyaux mâles dans les gamétanges : ces noyaux sont pyriformes et possèdent la structure caractéristique de la fin de l'anaphase.

Nota. — Toutes les divisions nucléaires sont représentées schématiquement ; elles se font suivant le mode figuré à la planche précédente.



Ancylistes Closterii.

PLANCHE VIII

Ancylistes Closterii Pfitzer, fig. 1-10.

Fig. 1. — L'extrémité d'un filament de germination d'un sporange au moment où il entoure la Clostérie ; noyaux filiformes avec ou sans nucléole.

Fig. 2. — Noyaux spiralés dans un filament de germination en voie de progression.

Fig. 3. — Extrémité d'un filament au moment où il perfore la paroi de l'hôte.

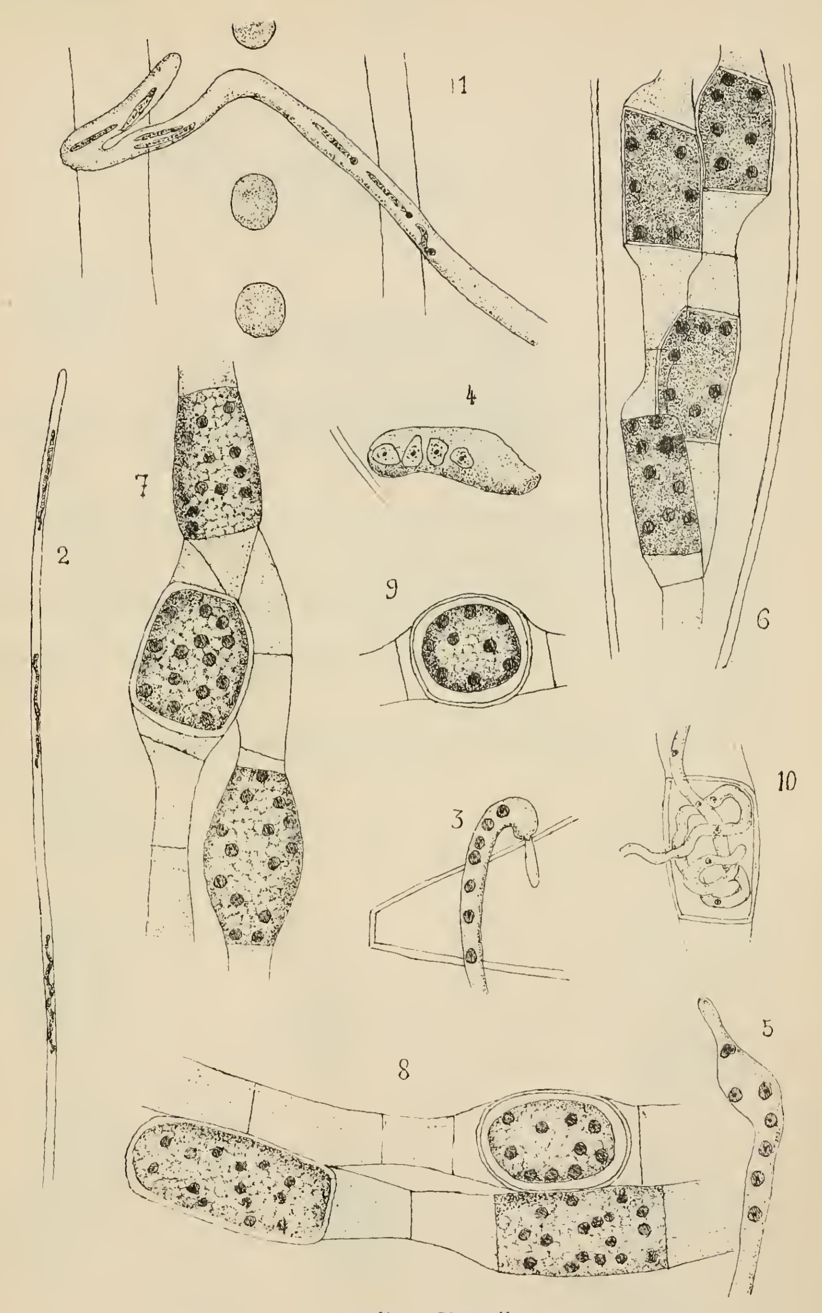
Fig. 4. — Condensation du protoplasma d'un filament de germination au voisinage d'une Clostérie, lorsque la pénétration n'est pas immédiate. Gros noyaux au stade de repos.

Fig. 5. — Renflement terminal d'un même filament avec les huit noyaux provenant du sporange.

Fig. 6, 7, 8. — Oospores d'âge variable avec leurs noyaux.

Fig. 9. — Oospore âgée recouverte de son épispore et de son endospore.

Fig. 10. — Oospore envahie par les filaments d'un parasite.

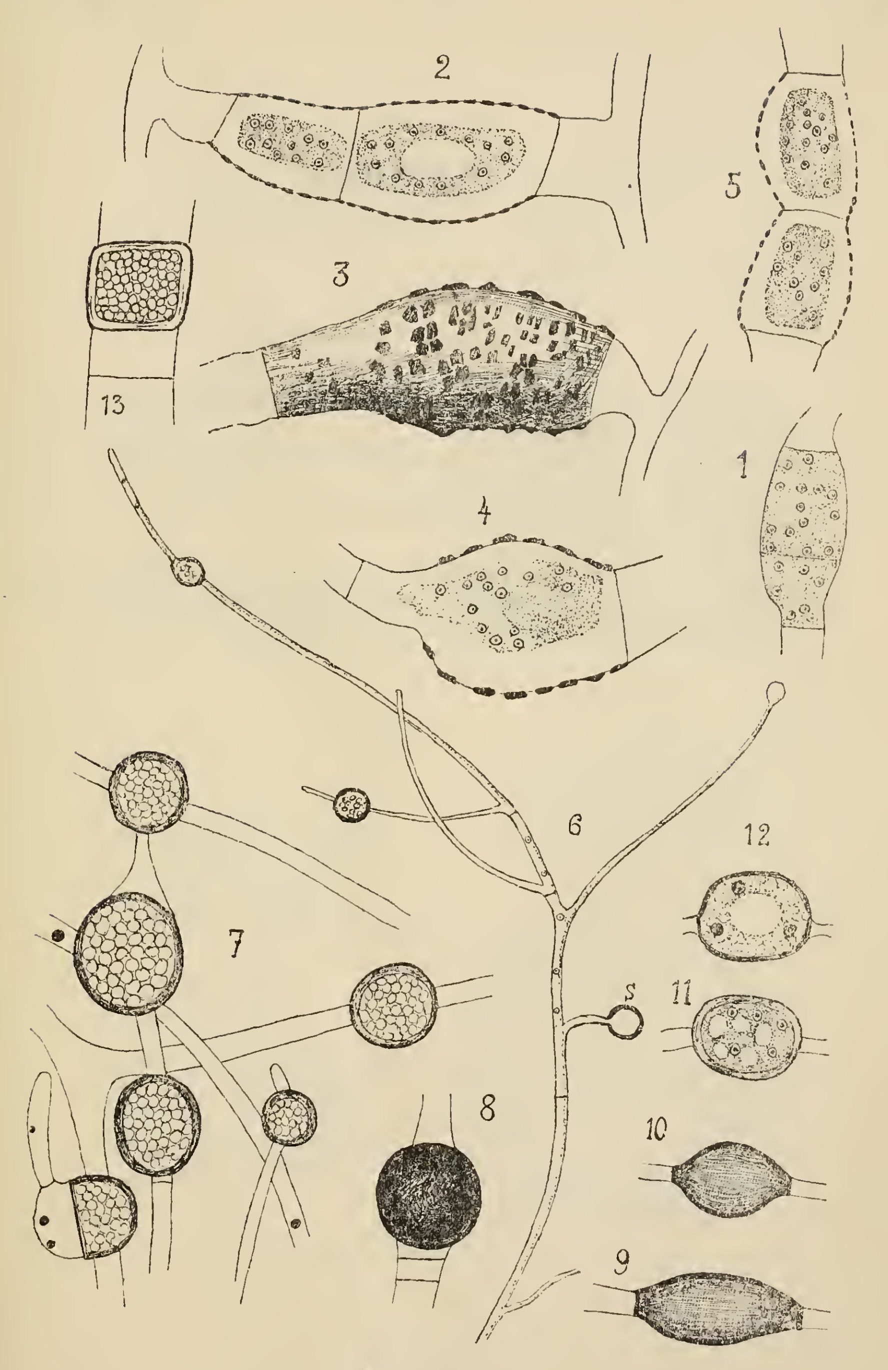


Ancylistes Closterii.

PLANCHE IX

Mucor fragilis Bainier, fig. 1-13.

Fig. 1. — Deux gamétanges inégaux avec leurs noyaux.
Fig. 2. — Id. : la cloison, dans cet exemple, semble devoir persister.
Fig. 3. — Id. Le mélange des protoplasmes a eu lieu.
Fig. 4. — Id.
Fig. 5. — Les deux gamétanges se développent en azygospores.
Fig. 6. — Formation de chlamydospores dans une solution sucrée, à partir de la germination d'une spore S.
Fig. 7, 8. — Les mêmes chlamydospores après quelques jours de culture.
Fig. 9, 10. — Chlamydospores mélangées aux zygospores dans un thalle adulte.
Fig. 11, 12. — Leur structure.
Fig. 13. — Chlamydospore sur le thalle aérien sporangifère.



Mucor fragilis.

PLANCHE X

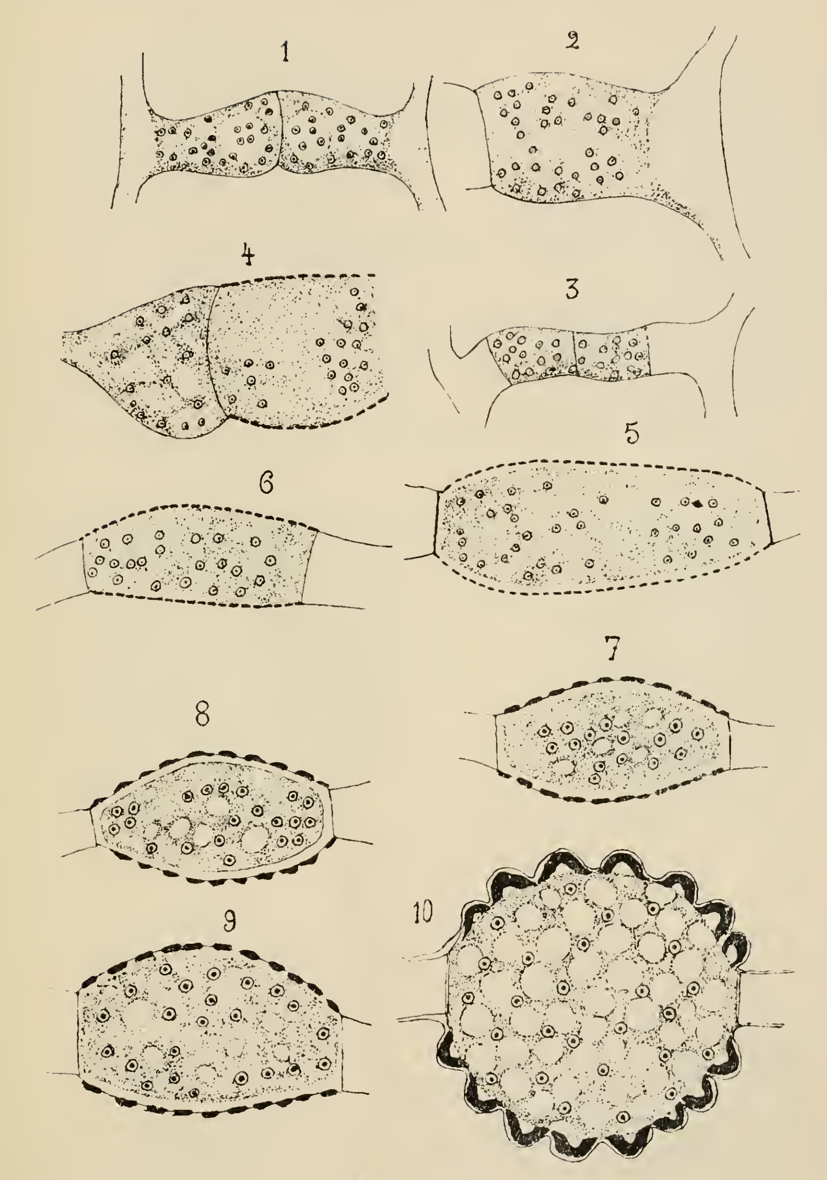
Mucor fragilis Bainier, fig. 1-10.

Fig. 1, 2, 3. — Structure des rameaux copulateurs avant et après la formation de la cloison basilaire.

Fig. 4, 5, 6. — Apparition des plaques de la membrane charbonneuse et structure dense du protoplasma.

Fig. 7, 8, 9. — Augmentation du diamètre de la zygospore et apparition des vacuoles.

Fig. 10. — Structure vacuolaire de la zygospore : répartition régulière des noyaux : on distingue facilement la membrane primitive des gamétanges qui recouvre la couche charbonneuse.



Mucor fragilis.

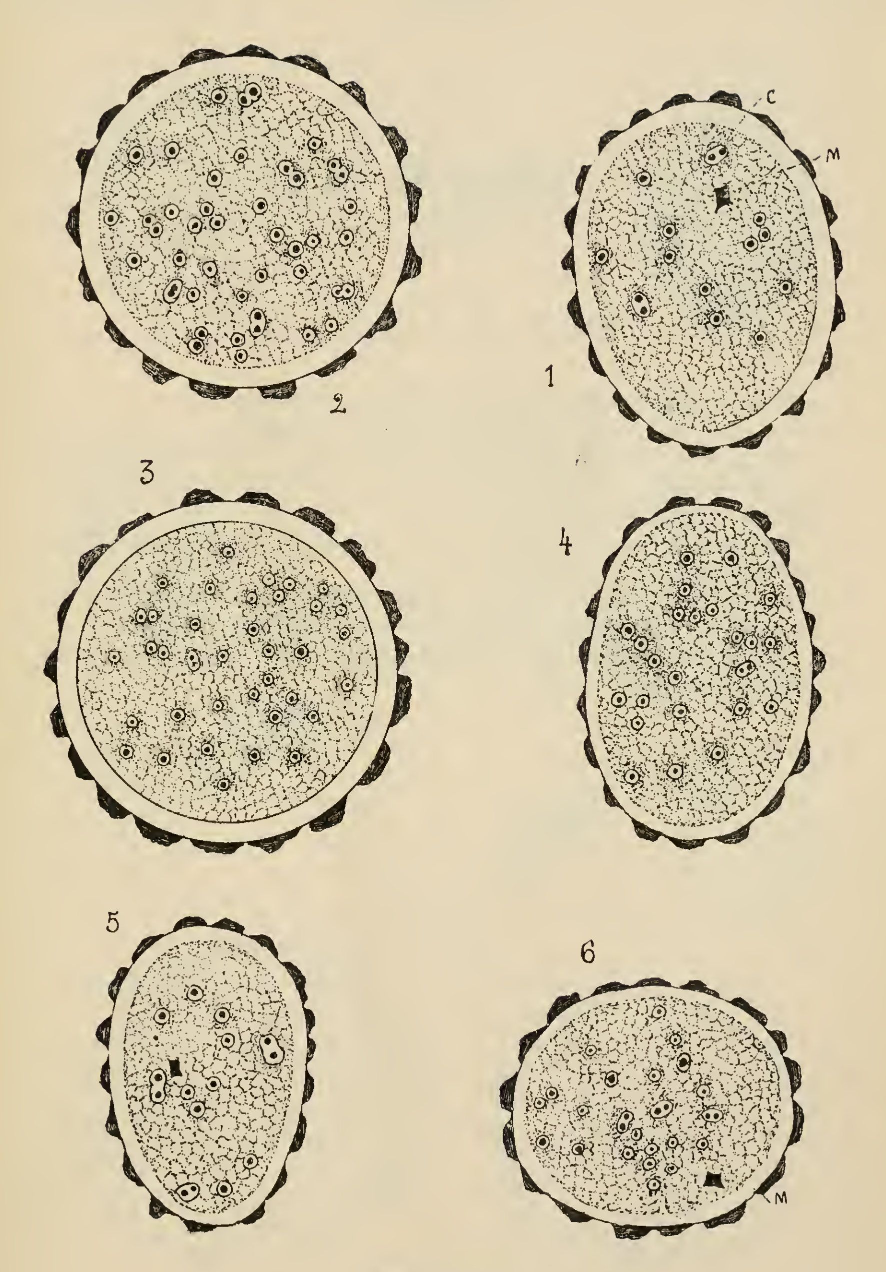
PLANCHE XI

Mucor fragilis Bainier, fig. 1-6.

Fig. 1-5. — Cinq sections successives dans la même zygospore au moment des conjugaisons nucléaires. Le protoplasma est réticulé ; il renferme quelques cristaux de mucorine ; les conjugaisons sont assez nombreuses.

Fig. 6. — Section d'une autre zygospore avec conjugaisons nucléaires.

Nota. — Les dessins ontété faits à la chambre claire avec l'apochromatique de Zeiss 2 mm. 1.40, puis réduits légèrement pour la photogravure.



Mucor fragilis.

PLANCHE XII

Mucor fragilis Bainier, fig. 1-8.

Fig. 1. — Portion de thalle avec jeunes zygospores.

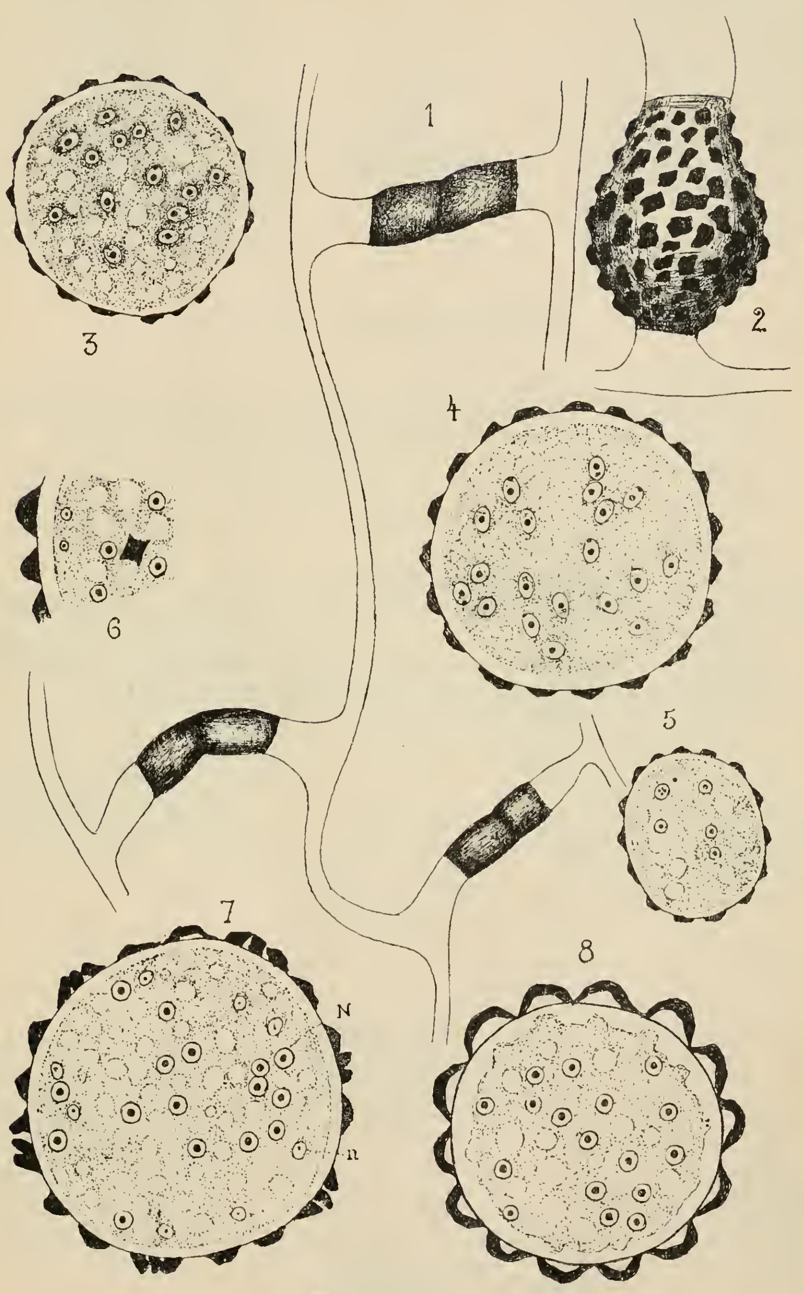
Fig. 2. — Aspect de la zygospore dans cette espèce.

Fig. 3, 4. — Noyaux dont quelques-uns laissent voir nettement un centrosome et un réseau délicat de chromatine : structure préparatoire à la division.

Fig. 5. — Un des noyaux laisse voir, semble-t-il, une plaque équatoriale de face.

Fig. 6, 7. — Structure de la zygospore après les conjugaisons nucléaires. Quelques noyaux surnuméraires en dégénérescence.

Fig. 8. — Zygospore ne renfermant plus que des noyaux doubles de copulation.



Mucor fragilis.

PLANCHE XIII

Sporodinia grandis Link, fig. 1-10.

Fig. 1, 3. — Jeunes gamétanges au moment de la destruction de la paroi de séparation. Le protoplasma central est plus finement réticulé dans chacun d'eux : les noyaux sont représentés par des points.

Fig. 2. — La communication des protoplasmes se fait à partir du centre.

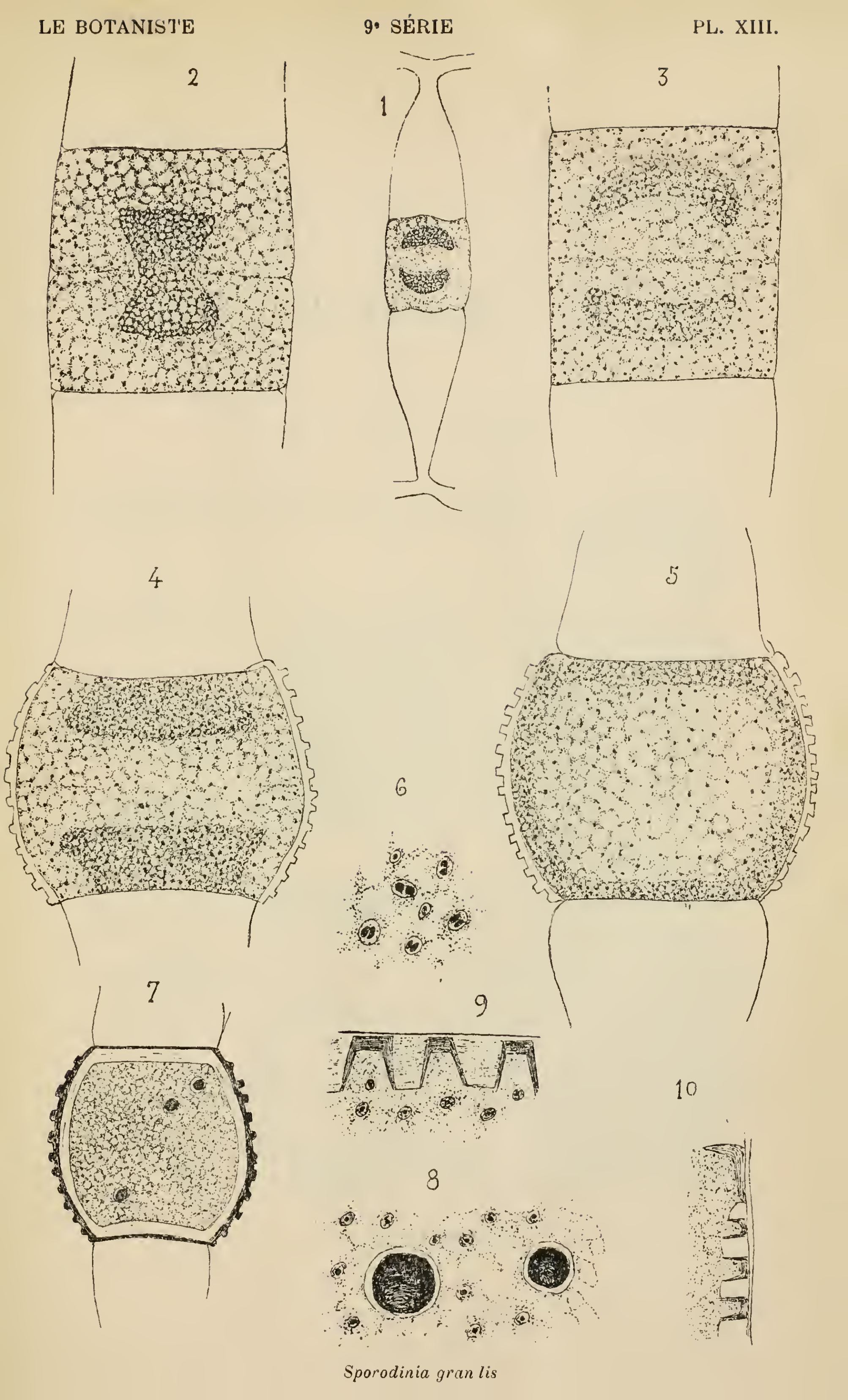
Fig. 4, 5. — Le protoplasma finement réticulé arrive à former une couche pariétale très dense.

Fig. 6. — Conjugaisons nucléaires.

Fig. 7. — Section de zygospore montrant trois gros corpuscules chromatiques.

Fig. 8. — Ces corpuscules et les noyaux avoisinants dessinés à la chambre claire, afin de montrer leurs proportions relatives.

Fig. 9, 10. — Détails de la paroi.



Sporodinia gran lis

PLANCHE XIV

Sporodinia grandis Link, fig. 1-15.

Fig. 1, 2, 3, 4, 5. — Dessins à la chambre claire de la zygospore depuis la séparation des gamétanges sur les rameaux copulateurs jusqu'à la zygospore âgée.

Fig. 2. — Montre la rétraction du protoplasma qui se sépare de la paroi.

Fig. 3. — Le protoplasma de la zygospore devient plus dense au contact des parois basilaires : cristaux de mucorine M : la section de la zygospore affecte la forme d'une lentille biconvexe.

Fig. 4. — La zygospore, en augmentant de volume, tend à s'arrondir; la couche de protoplasma pariétale s'étend maintenant à toute la surface.

Fig. 5. — Section schématique d'une zygospore âgée montrant la membrane primitive, l'épispore charbonneuse et l'endospore.

Fig. 6. — Cristaux de mucorine au stade de la fig. 3.

Fig. 7. — Structure vacuolaire du protoplasma et distinction en couche pariétale et partie centrale au stade de la fig. 4; position des noyaux à la chambre claire.

Fig. 8. — Les conjugaisons nucléaires dans la zygospore après que la distinction en couche pariétale et partie centrale a disparu.

Chambre claire, apochromatique de Zeiss 2 mm. 1,40 et réduction de 1/5 pour la photogravure.

Fig. 9. — Structure alvéolaire du protoplasma, noyaux doubles de copulation et corpuscules chromatiques dans une zygospore âgée.

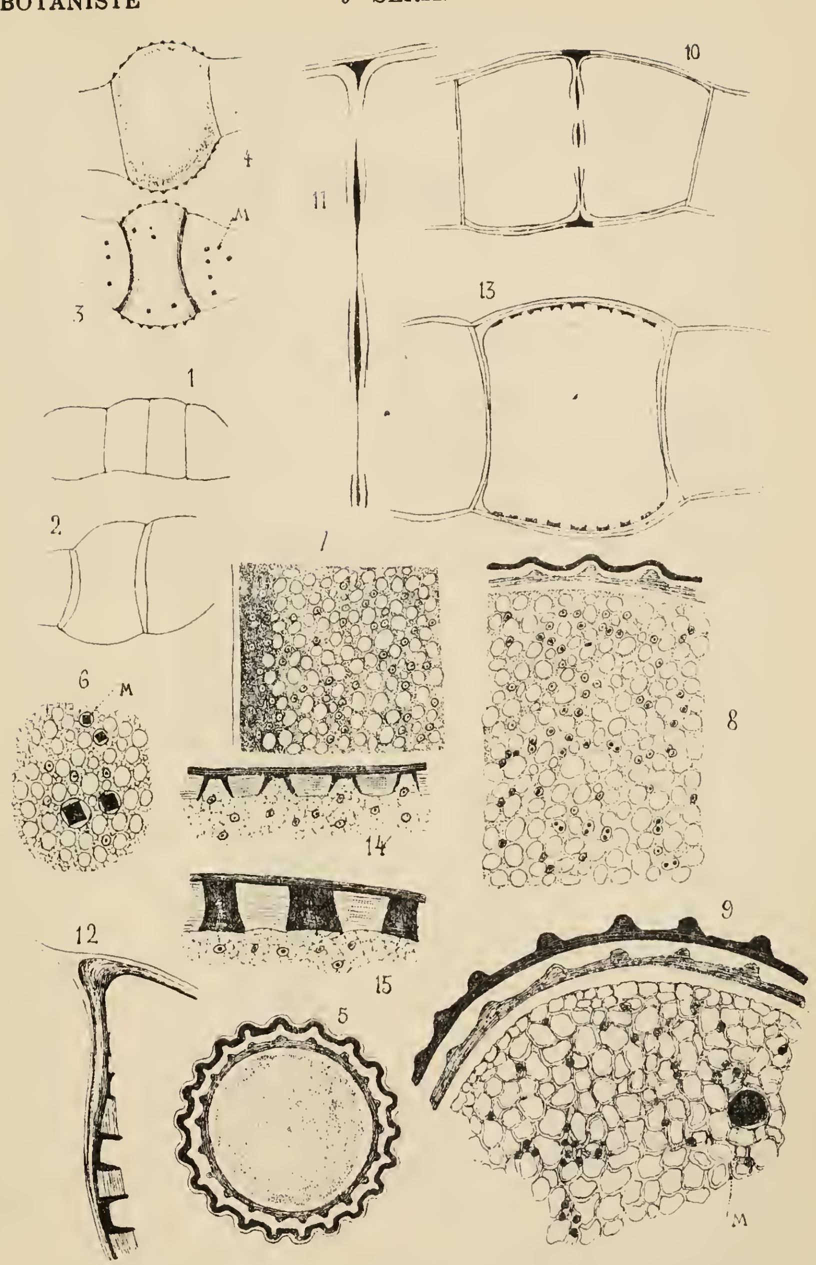
Fig. 10. — Schéma de la destruction de la paroi de séparation de deux gamétanges.

Fig. 11. — Une partie de cette paroi à la chambre claire.

Fig. 12. — Couche d'épaississement de la membrane primitive et plaques de l'épispore.

Fig. 13. — Apparition des protubérances de l'épispore sous la couche d'épaississement de la membrane primitive.

Fig. 14, 15. — Mode de formation de l'épispore.



Sporodinia grandis.

PLANCHE XV

Protascus subuliformis Dangeard, fig. 1-8.

Fig. 1. — Anguillules renfermant des sporanges du parasite à divers stades.

Fig. 2. — Structure histologique du parasite depuis la spore jusqu'à la sporulation.

Fig. 3. — Sporange de grande dimension avec assise pariétale de protoplasma, à l'intérieur de laquelle s'effectue la dernière mitose.

Fig. 4, 5, 6, 7, 8. — Divers états du parasite.



Protascus subuliformis.

PLANCHE XVI

Protascus subuliformis Dangeard, fig. 1-10.

Fig. 1, 2, 3, 4, 5. — Aspects successifs du sporange, sur le vivant, au moment de la sporulation.

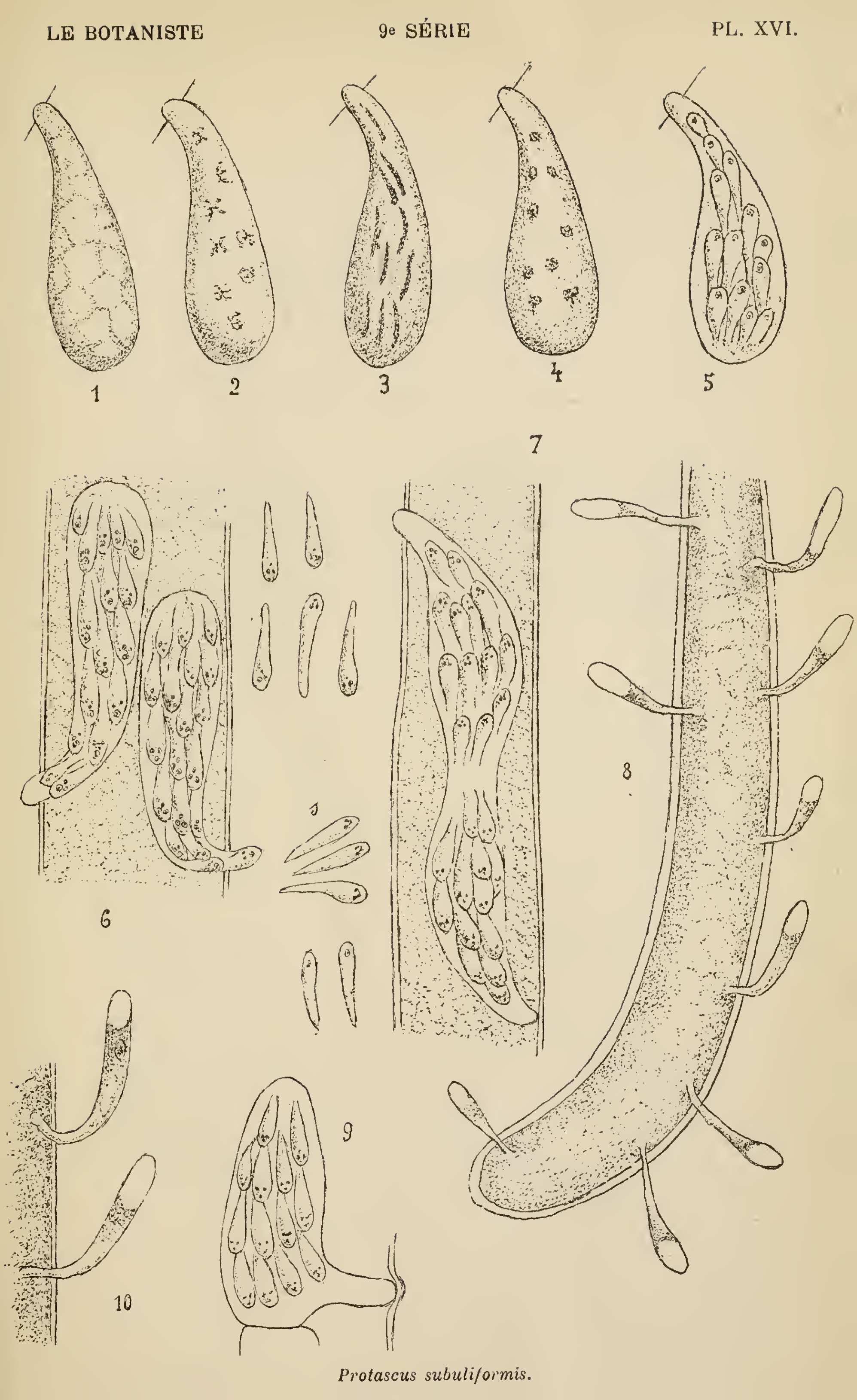
Fig. 6. — Projection des spores dans le milieu extérieur.

Fig. 7. — Sporange avec deux cols pour la sortie des spores.

Fig. 8. — Anguillule sur laquelle sont fixées des spores en germination.

Fig. 9. — Sporange double avec col plus long qu'à l'ordinaire.

Fig. 10. — Spores germant au moyen d'un simple tube qui continue la partie amincie en pointe de leur corps.



Protascus subuliformis.

PLANCHE XVII

Protomyces macrosporus Unger, fig. 1-9.

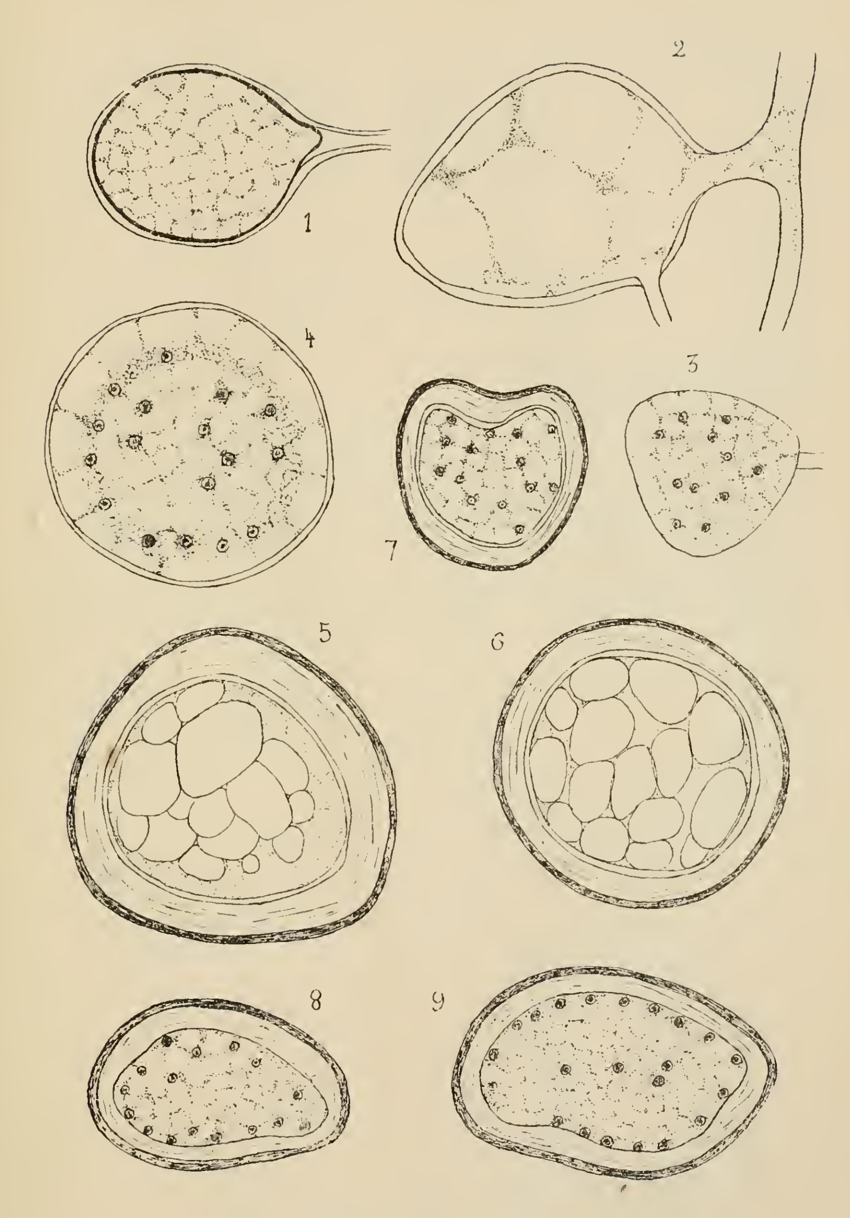
Fig. 1, 2. — Jeunes sporanges.

Fig. 3. — Structure réticulée du protoplasma et noyaux.

Fig. 4. — Etat plus avancé; assise pariétale avec mailles plus grandes.

Fig. 7, 8, 9. — Structure réticulée et noyaux au début de l'enkystement.

Fig. 5, 6. — Sporanges enkystés avec leurs réserves de substances oléagineuses.



Protomyces macrosporus

PLANCHE XVIII

Protomyces macrosporus Unger, fig. 1-7.

Fig. 1. — Apparence du protoplasma et disposition des noyaux à la germination des kystes.

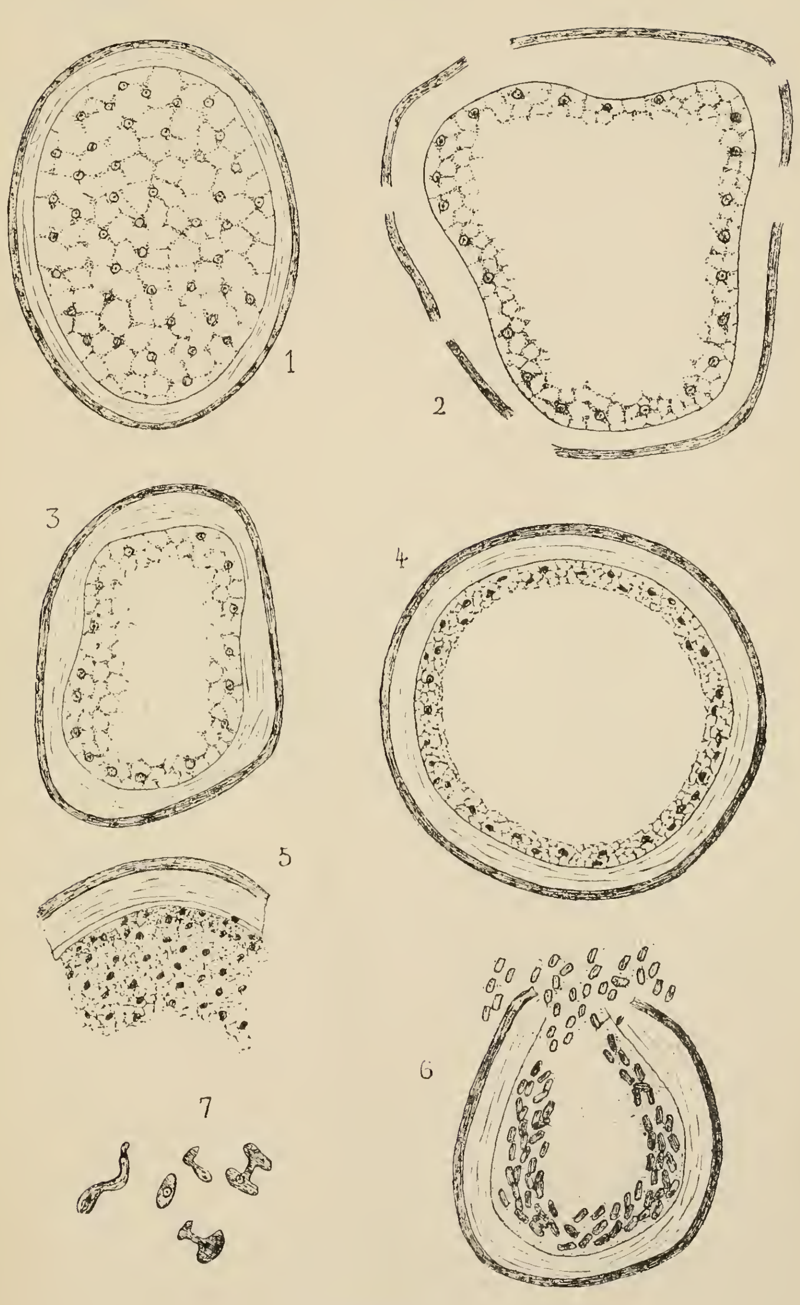
Fig. 2, 3. — Le protoplasma et les noyaux se portent à la périphérie.

Fig. 4. — Les noyaux se sont multipliés dans la couche pariétale de protoplasma : celui-ci est devenu finement réticulé, fibrillaire.

Fig. 5. — Même stade : on aperçoit de face la couche pariétale de protoplasma : répartition des noyaux qui sont excessivement petits.

Fig. 6. — La sporulation est terminée et la plupart des spores sont déjà expulsées à l'extérieur.

Fig. 7. — Anastomoses de spores et germinations observées à l'intérieur même d'un kyste.



Protomyces macrosporus.

9e SÉRIE 10 Décembre 1903.

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE POITIERS

1er FASCICULE

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

DIRECTION : 1, Rue Jules-Ferry, POITIERS

PARIS
J.-B. BAILLIÈRE
Rue Hautefeuille, 19

LONDRES
DULAU & Cº
Soho Square, 37

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

Poitiers. — Société française d'Imprimerie et de Librairie.

9e SÉRIE 20 Décembre 1904.

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD
DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE POITIERS

2e FASCICULE

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES
16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

DIRECTION : 1, Rue Jules-Ferry, POITIERS

PARIS
J.-B. BAILLIÈRE
Rue Hautefeuille, 19

LONDRES
DULAU & Co
Soho Square, 37

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

Poitiers. — Société française d'Imprimerie et de Librairie.

9e SÉRIE 26 Mars 1906.

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE POITIERS

3e–6e FASCICULE

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

DIRECTION : **1, Rue Jules-F[illegible], POITIERS**

PARIS

LONDRES — DULAU & C° — *Soho Square, 37*

PARIS — J.-B. BAILLIÈRE — *Rue Hautefeuille, 19*

BERLIN — FRIEDLANDER & SOHN — *N. W. Carlstrasse, 11*

Poitiers. — Société française d'Imprimerie et de Librairie.